R 2260 (2e ex.)

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A - Zoologie

TOME LVIII

FASCICULE 3 ET DERNIER

Albert RAYNAUD et Claude PIEAU

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES PREMIERS STADES DE LA FORMATION DES ORGANES COPULATEURS CHEZ LES REPTILES

Publié avec le concours financier du C. N. R. S.

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

—

1970

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A, tome LVIII, fasc. 3 et dernier

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES PREMIERS STADES DE LA FORMATION DES ORGANES COPULATEURS CHEZ LES REPTILES

par

Albert RAYNAUD et Claude PIÉAU

SOMMAIRE

Pages

I. — Introduction et historique 144

II. — Matériel et méthodes 144

III. — La formation des ébauches phalliques chez l'embryon d'Orvet *(Anguis fragilis L.)*. 146

IV. — Le développement des ébauches phalliques chez l'embryon de Lézard vert *(Lacerta viridis Laur.)* 153

V. — Le développement de la région cloacale et des ébauches phalliques de l'embryon de Couleuvre tessellée *(Tropidonotus tessellata Laur.)* 156

VI. — Le développement de l'ébauche phallique chez l'embryon de Tortue mauresque *(Testudo iberica Schr.* ou *Testudo graeca L.)* 165

VII. — Discussion 173

VIII. — Résumé 184

IX. — Bibliographie 186

0 564 013 6

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

1. — INTRODUCTION ET HISTORIQUE

De longue date, les Anatomistes se sont interrogés sur les similitudes de structure et d'origine pouvant exister entre les organes copulateurs pairs (hémi-pénis) des Lézards et des Serpents et le pénis impair des Chéloniens, des Crocodiliens, des Oiseaux et des Mammifères ; de nombreuses hypothèses, fondées sur la constitution de ces organes, chez l'adulte, ont été formulées pour essayer d'établir des homologies entre eux. C'est à FLEISCHMANN A. et à ses élèves que l'on doit (1902) d'avoir replacé ce problème sur son véritable terrain, c'est-à-dire de l'avoir abordé sous l'angle embryologique ; on trouvera dans l'étude de UNTERHÖSSEL P., celle de HELLMUTH K. et les considérations générales développées par FLEISCHMANN A. (1902), l'apport essentiel de ces auteurs : des homologies peuvent être établies entre les deux types, pair et impair, de l'organe copulateur des Vertébrés, en considérant que le phallus dérive, dans tous les cas, de la lèvre orale du cloaque. Nous discuterons cette conclusion à la fin de ce travail ; notons seulement que FLEISCHMANN et ses collaborateurs n'ont pas disposé de stades embryologique précoces, pour les Reptiles qu'ils ont étudiés ; il en est résulté des imprécisions dans leurs descriptions et leurs interprétations. BEUCHELT H. (1936) a repris, chez deux espèces de Serpents, l'étude embryologique de UNTERHÖSSEL P. (ici aussi, les stades jeunes n'ont pas été étudiés ; le premier embryon de Couleuvre [*Natrix natrix*] examiné mesurait 4 mm de longueur) et envisagé, en outre, le problème, sous l'angle des corrélations phylogénétiques ; il conclut à une homologie complète entre les hémi-pénis et le pénis impair et à une filiation entre les organes de copulation des Amniotes, à partir du dispositif musculaire de copulation réalisé chez les Gymnophiones (selon une conception s'appuyant sur les observations de MARCUS H. et TONUTTI E. [1931] et de TONUTTI E. [1931]). A côté de ces travaux essentiels, d'autres publications ont été consacrées à la morphogenèse des phallus, chez des espèces particulières de Reptiles ; on en trouvera la liste dans le paragraphe consacré à la discussion de nos résultats.

Depuis plusieurs années, le développement de l'appareil génital de jeunes embryons de Reptiles est étudié dans notre laboratoire ; nous avons réuni, dans le présent travail, les résultats que nous avons obtenus dans l'étude de la formation du relief du cloaque et de la morphogenèse du phallus chez l'Orvet, le Lézard vert, la Couleuvre tessellée (RAYNAUD A., 1963, *a*, *b*, *c*, 1967, 1968) et chez la Tortue mauresque (PIEAU C., 1967, 1968) ; après une description séparée de la morphogenèse phallique chez ces quatre espèces de Reptiles, nous confrontons nos résultats en étudiant comparativement les principaux stades du développement des organes copulateurs chez l'Orvet et le Lézard vert, d'une part, chez la Tortue, de l'autre ; ceci nous conduit à envisager des homologies entre les ébauches des organes copulateurs des Reptiles plagiotrèmes et le pénis impair de l'espèce de cyclotrème étudiée ici.

Le travail actuel complète, en apportant des données nouvelles sur l'évolution du relief de la région cloacale externe et sur le mode de développement des ébauches phalliques de quatre espèces de Reptiles, l'étude précédente (RAYNAUD A., PIEAU C. et RAYNAUD J., 1968), publiée dans cette même revue, consacrée à l'embryologie des chambres cloacales chez l'Orvet.

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

Tous les embryons utilisés dans ce travail proviennent d'œufs de Reptiles élevés au laboratoire. Les Orvets sont élevés dans de grands terrariums où ils sont nourris avec de petites limaces et des vers de terre ; le procédé de prélèvement des œufs dans les oviductes de la mère et les méthodes de fixation des embryons ont été indiqués antérieurement (RAYNAUD A., 1962) ; une centaine d'embryons

Source : MNHN, Paris

de cette espèce ont été utilisés pour étudier le relief du cloaque à divers stades du développement et la formation des ébauches phalliques (examen externe à la loupe binoculaire et étude histologique sur coupes sériées). En ce qui concerne les Lézards verts *(Lacerta viridis Laur.)*, nos premiers élevages ont été faits dans de grandes cages de bois, à parois grillagées ; depuis deux ans, ces Reptiles sont élevés dans un large terrarium extérieur, à parois grillagées, doublées de tôle sur une hauteur d'un mètre ; le sol est semé de graminées et planté d'arbustes ; cette partie extérieure communique avec une salle située à l'intérieur d'un bâtiment et chauffée ; le sol de cette pièce est garni d'une épaisse couche de sable maintenu légèrement humide et c'est là que viennent pondre les Lézards au début du mois de juin, derrière la façade vitrée (exposée au sud) ; il est facile de repérer les trous faits par les Lézards dans le sable, au moment de la ponte, de récolter les œufs et de dater la ponte ; les œufs sont mis à incuber sur coton humide dans des cristallisoirs placés dans des étuves réglées à 26-27 °C ; une cinquantaine d'embryons de Lézards verts ont été utilisés pour observer l'évolution de la région cloacale (examen externe et coupes histologiques sériées).

Les embryons de Couleuvre tessellée *(Tropidonotus tessellata)* étudiés dans ce travail proviennent de Couleuvres capturées en Italie du Nord, dans les régions de Bologne et de Ferrare (au cours de missions C.N.R.S. effectuées par l'un de nous (*) et élevées au laboratoire (Raynaud A., 1966) ; ces Couleuvres sont placées dans un grand terrarium extérieur contenant un vaste bassin dans lequel elles viennent nager et capturer les poissons (Carassins, Vairons, Goujons) dont elles se nourrissent ; cette partie extérieure communique avec une salle chauffée comportant un refuge pour l'hivernage et un sol sablé ; les pontes ont lieu à la fin du mois de juillet et au cours du mois d'août ; les œufs sont déposés par la femelle dans les herbes du refuge, agglutinés en grappe de 8 à 13 œufs ; ils sont blancs, cylindriques et mesurent 30 à 33 mm selon leur grand axe et 15 à 18 mm de diamètre transversal (Raynaud A., 1966) ; ces œufs sont mis à incuber sur du coton humide, dans des cristallisoirs de verre placés dans des étuves réglées à 26-27 °C ; ils ont été sacrifiés à des délais variables, depuis le moment de la ponte et les embryons ont été fixés en employant la même technique que celle utilisée pour l'embryon d'Orvet. Pour l'étude des stades précoces de l'embryologie (embryons d'un poids inférieur à 50 mg), les œufs ont été prélevés dans l'utérus maternel.

Les embryons de Tortue étudiés ici proviennent d'œufs pondus au laboratoire, par des Tortues venant d'Afrique du Nord ; il s'agit de la Tortue mauresque *(Testudo iberica Schreiber* ou *Testudo graeca Linné)*. Ces Tortues sont élevées dans de grands terrariums extérieurs dans lesquels ont été construits des abris vitrés leur servant de refuge pour la nuit et par mauvais temps (ces abris sont alors chauffés) ; nous leur donnons une nourriture variée : végétaux verts cultivés dans le jardin du laboratoire (salades, choux, oseilles) ou poussant spontanément dans la nature (luzernes, trèfles, vesses, feuilles et fleurs de robiniers, fleurs de genêts, pissenlits, laiterons, liserons, quelques crucifères), fruits (tomates, pêches, etc.). Les pontes ont lieu au cours des mois de mai, juin et juillet ; les œufs, au nombre de 1 à 6 par ponte, déposés dans la terre des terrariums ou dans le sable des abris vitrés, sont récoltés le jour même de la ponte ; ils sont numérotés et mis en incubation sur du coton légèrement humide, dans des cristallisoirs partiellement recouverts par une plaque de verre. Les embryons étudiés dans ce travail — une cinquantaine — se sont développés à une température comprise entre 26 et 28 °C ; ils ont été sacrifiés entre le 18e et le 87e jour (éclosion) de l'incubation ; leur région cloacale a été examinée à la loupe binoculaire, dessinée et étudiée sur coupes histologiques sériées.

Les observations que nous avons faites chez *Anguis fragilis*, *Lacerta viridis*, *Tropidonotus tessellata* et *Testudo graeca* ont été complétées et contrôlées par l'examen d'embryons de *Lacerta sicula* et de *Vipera aspis*.

(*) Nous remercions tout particulièrement MM. Biaggi et Barilli, de Bologne, qui nous ont donné tous les renseignements nécessaires pour capturer cette espèce de Couleuvre, et MM. L., B., R. et O. Donatti, de Minerbio, qui nous ont conduits sur les lieux où vit la Couleuvre tessellée, nous ont initiés à sa capture et ont, souvent, collaboré activement à nos chasses.

Source : MNHN, Paris

III. — LA FORMATION DES ÉBAUCHES PHALLIQUES CHEZ L'EMBRYON D'ORVET

(Anguis fragilis L.)

C'est chez les très jeunes embryons mesurant de 3,fl à 5 mm de longueur (et ayant une longueur de tête de 1,5 mm) (*) que la somatopleure commence à s'épaissir dans la région troncale postérieure, à un niveau correspondant à celui auquel la base du bourgeon allantoïdien se sépare de l'ébauche de l'urodaeum : là, le mésoderme somatopleural prolifère des cellules qui se superposent en trois à quatre assises dans l'épaisseur de la pariétopleure, sans soulever l'épiblaste ; le grand axe de ces cellules est orienté perpendiculairement à la surface de la paroi latérale du corps ; ces épaississements, droit et gauche, se situent dans la région de la partie postérieure de la crête de Wolff.

Chez les embryons un peu plus développés, mesurant de 4,5 à 5,5 mm de longueur (possédant de 60 à 70 somites et un bourgeon allantoïdien de 0,5 mm de longueur) (**), l'épaississement de la pariétopleure dans la région postérieure — droite et gauche — du tronc soulève, légèrement, l'épihlaste : à l'examen externe, on discerne, maintenant, sur les côtés latéraux de la future région cloacale, un petit renflement blanchâtre en forme de calotte sphérique (photographie a, planche I) ; il a été désigné, dans des travaux antérieurs (RAYNAUD A., 1963 a, c) par les termes de « renflement latéral de la région cloacale » ou plus simplement « renflement cloacal latéral ». Ce renflement est formé par la superposition de 6 à 10 assises de cellules basophiles à noyau turgescent, riche en chromatine, proliférées par le mésoderme somatopleural ; ces assises cellulaires mésohlastiques superposées, arrivent au contact de l'épiblaste (photographie a, planche III). Cette prolifération du feuillet mésodermique somatopleural n'affecte que la moitié dorsale de ce feuillet ; en direction ventrale, elle cesse avant l'endroit où s'effectue le reploiement latéro-externe de cette paroi du corps pour former l'amnios et avant la réunion de cette paroi avec le mésenchyme de la paroi allantoïdienne (photographie a, planche III) ; elle se situe de part et d'autre de la partie supérieure de la chambre urodaeale et un peu plus dorsalement ; elle s'arrête du côté caudal, à mi-hauteur de cette chambre, niveau auquel se terminent les lames latérales en formant le fond, caudal, du coelome interne. A ce stade, le renflement latéral de la paroi du corps, dans la région cloacale, mesure de 50 à 70 μ d'épaisseur.

Chez les embryons un peu plus développés, mesurant de 5 à 6 mm de longueur (***), le renflement latéral de la région cloacale a augmenté de volume (photographie h, planche I) : sur les coupes transversales de la région du tronc, à hauteur de l'urodaeum, la paroi latérale du corps apparaît formée de 10 à 15 assises de cellules basophiles, à noyau turgescent, étagées entre le feuillet pariétopleural des lames latérales et l'épihlaste (photographie h, planche III) ; elle est, ainsi, fortement convexe vers l'extérieur. Du côté interne, dorsal, les cellules de cet épaississement sont en contact avec les extrémités ventrales de trois somites et à partir de ce stade, et pendant une courte période du développement, ces somites essaiment quelques cellules dans la base dorsale de ce renflement cloacal latéral. L'extension de ce renflement est un peu plus considérable qu'au stade précédent : sur les coupes transversales, il se présente sous forme d'un croissant, sa plus grande épaisseur (75 μ) se situant au milieu de la paroi latérale du corps à un niveau correspondant à la mi-hauteur de la chambre urodaeale ; là, les coupes transversales montrent que les cellules basophiles, à noyau turgescent, qui forment le renflement, s'étendent assez loin du côté veutral, puisqu'on en retrouve quelques assises (de deux à quatre) logées sous l'épiblaste, dans l'angle formé par ce dernier et chaque bord latéral de la chambre

(*) Chez ces embryons, le corps n'est pas pigmenté, l'œil n'est pas pigmenté ; le bourgeon allantoïdien mesure de 0,3 à 0,7 mm.

(**) Chez ces embryons, ni la paroi du corps, ni l'œil, ne sont pigmentés (embryons de Orv. 342).

(***) Chez ces embryons, l'œil est légèrement pigmenté et l'allantoïde a la forme d'un petit sac ovoïde mesurant de 1,5 à 1,8 mm de longueur, selon son grand axe (embryons de Orv. 345 et quelques embryons de Orv. 190).

Source : MNHN, Paris

urodaeale (photographie b, planche III). On constate, en outre, que le mésothélium somatopleural continue de proliférer des cellules qui s'ajoutent à celles déjà contenues dans le renflement et il en prolifère, aussi, dans cette direction latéro-ventrale, presque ventrale (ceci s'observe, encore, à une courte distance de l'urodaeum) (photographie h, planche III). Dans le sens cranio-caudal, ce renflement qui commence au niveau transversal où s'effectue la jonction de l'allantoïde et de l'urodaeum s'étend jusqu'au niveau transversal auquel les canaux de Wolff s'ouvrent dans la paroi dorsale et postérieure de l'urodaeum.

Les artères allantoïdiennes quittent l'aorte, passent au-dessous du fond de la cavité coelomique interne, se recourbent cranialement et cheminent le long du bord de la somatopleure, c'est-à-dire sur le bord interne, médian, du renflement latéral, puis se dirigent cranio-ventralement, tout en continuant à cheminer dans la pariétopleure.

C'est à un stade de développement proche de ce dernier mais légèrement plus avancé, que le renflement cloacal est devenu nettement saillant, sur les bords latéraux de la région cloacale ; ceci s'observe (photographie h, planche I) chez les embryons dont l'allantoïde atteint de 2 à 2,5 mm de longueur ; ce renflement avait été observé, antérieurement par KEIBEL F. (1902, *in* HERTWIG O., 1906) chez des embryons d'Orvet à ce stade (fig. 32, *d* et *e*, p. 88, de KEIBEL F., d'après NICOLAS) ; mais KEIBEL F. l'avait interprété comme représentant l'ébauche du phallus, alors qu'il ne représente, à ce stade, que l'ébauche du membre postérieur ; l'examen histologique montre (photographie c, planche III) que ce renflement s'est fortement hypertrophié : il atteint 150 à 160 μ d'épaisseur dans sa partie la plus saillante ; il est formé par la superposition de 15 à 20 assises de grandes cellules légèrement basophiles à noyau turgescent, ovoïde ou sphérique, contenant un large nucléole ; ces cellules sont très serrées et fréquemment en mitose ; les bords latéraux du renflement s'abaissent progressivement et du côté ventral, arrivent au voisinage de l'urodaeum ; dans cette région, les coupes montrent (photographie d, planche III) que ces grandes cellules qui se teintent légèrement par la pyronine, et dont le noyau est turgescent, s'étendent, sous l'épiblaste, jusqu'à proximité des bords latéraux de l'urodaeum. Les limites du renflement cloacal latéral à ce stade sont les suivantes : dans le sens transversal, il s'étend depuis les bords de l'urodaeum jusqu'au bord ventral des somites, dans sa plus grande extension transversale ; dans le sens cranio-caudal, il se termine à hauteur de la partie postérieure de l'urodaeum tandis qu'il s'étend en direction craniale, en diminuant progressivement d'épaisseur, jusqu'au niveau où la tige de l'allantoïde se sépare de la chambre urodaeale ; à ce niveau, la pariétopleure est encore renflée sur une certaine hauteur, mais elle est formée, principalement, de petites cellules mésenchymateuses largement séparées ; il n'existe plus, sous l'épiblaste, que deux ou trois assises de cellules basophiles, à noyau turgescent ; mais, à l'examen externe de l'embryon, on constate que ce renflement mésenchymateux s'étend encore cranialement, en s'amincissant progressivement, et du côté médian, il passe insensiblement en la paroi ventrale du corps, mésenchymateuse, dans laquelle chemine le pédicule de l'allantoïde. Chez les embryons de ce stade, ce renflement latéral représente l'ébauche du membre postérieur ; les ébauches phalliques et celles de la lèvre craniale du cloaque ne sont pas formées.

A un stade un peu plus avancé (embryons dont l'allantoïde atteint 4 à 5 mm de longueur), les renflements latéraux droit et gauche, de la région cloacale, encadrent à la façon des branches d'un Y, la base de la queue (fig. 1 *a* du texte) ; ils se prolongent en avant dans la paroi mésenchymateuse contenant le pédicule de l'allantoïde (formant la paroi ventrale du corps en cette région) jusqu'au point où l'amnios se replie au-dessous de l'allantoïde ; cette zone mésenchymateuse est légèrement renflée en avant du renflement latéral (fig. 1 *b* du texte) : cette dilatation se situe à l'emplacement où se soulèvera, bientôt, la lèvre craniale du cloaque.

C'est chez les embryons pesant environ 35 mg (chez lesquels l'allantoïde a la forme d'un sac de 5 à 6 mm de longueur) que le premier soulèvement des ébauches phalliques devient apparent ; le relief de la région cloacale à ce stade est représenté sur les dessins des figures 2 et 3 du texte, la photographie c de la planche I et la photographie a de la planche II se rapportant à des embryons pesant de 35 à 40 mg ; l'emplacement occupé par la paroi ventrale de l'urodaeum (visible, par transparence, sous l'épiblaste) est entouré par une série de bourrelets : du côté cranial, deux surélévations,

Source : MNHN, Paris

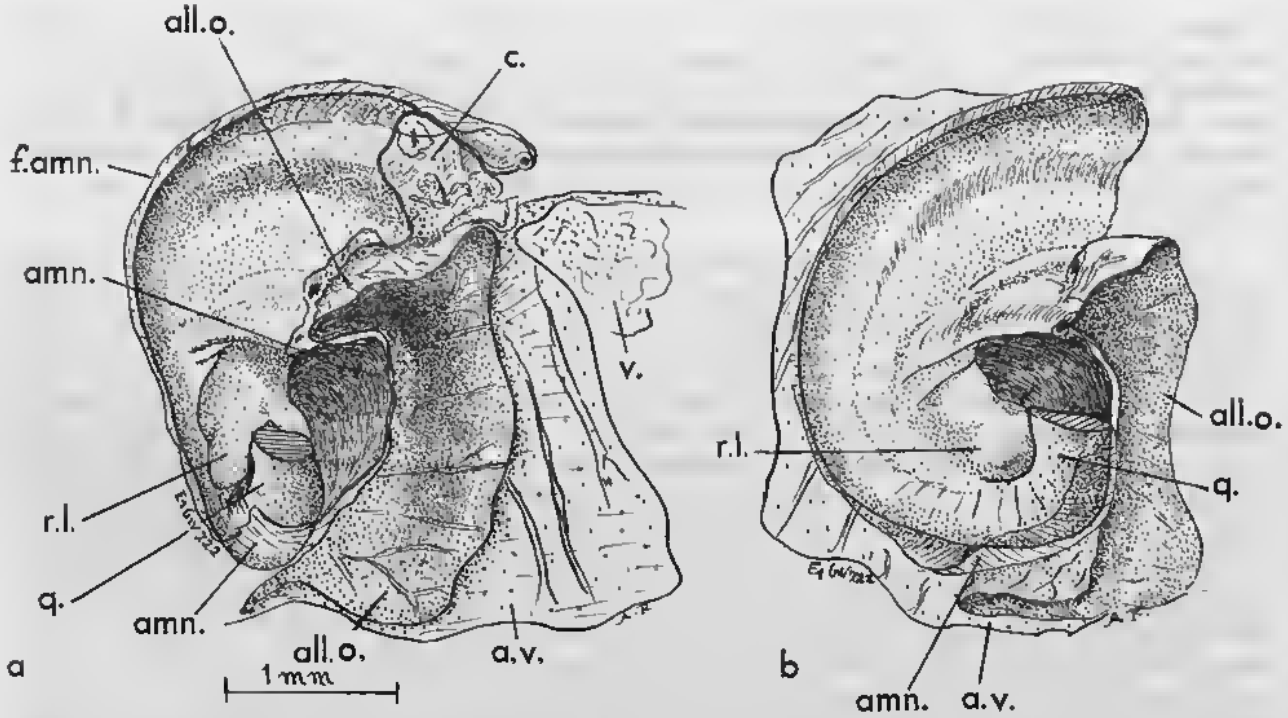


Figure 1 : Vue caudale (a) et latérale droite (b) d'un jeune embryon d'Orvet (Orv. 722) dont l'allantoïde mesure 4,5 mm de longueur. De part et d'autre de la base de la queue (q.) sectionnée, on aperçoit les renflements latéraux (r.l.) ; sur le dessin *b*, on distingue un léger soulèvement, en avant du renflement latéral ; il est situé à l'emplacement où se soulèvera, ultérieurement, la lèvre craniale du cloaque (all.o. : allantoïde ouverte ; amn. : amnios ; a.v. : aire vasculaire ; c. : corps de l'embryon ; f. amn. : partie du feuillet amniotique qui entourait les spires de la queue ; r.l. : renflement latéral ; v. : vitellus) (Gr. = 21,5).

en continuité sur la ligne médiane, forment l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque ; au-dessous d'elles, deux petits monticules (un droit et un gauche), situés de part et d'autre de la membrane cloacale, représentent les ébauches phalliques ; contigu au bord latéral de la lèvre craniale du cloaque et de chaque ébauche phallique, un petit bourrelet saillant constitue, de chaque côté, l'ébauche du membre postérieur. Tous ces soulèvements sont voisins et ne sont séparés l'un de l'autre que par des sillons, des dépressions étroites et peu profondes et, à ce stade, leur proximité donne l'impression (photographie a, planche II) d'une surélévation d'ensemble, recourbée sur les côtés, du bord cranial et des bords latéraux de la région cloacale.

L'examen histologique apporte d'autres renseignements : le premier soulèvement des ébauches phalliques se présente sous forme de deux petites saillies [é.ph.] de la paroi ventrale du corps situées, chacune, de part et d'autre de la moitié craniale de la chambre urodaeale (photographie a, planche IV) ; le bord latéral de cette saillie est contigu au bord médio-ventral de la partie craniale de l'ébauche du membre postérieur (photographies b et c, planche IV) et, plus caudalement, l'ébauche phallique et l'ébauche du membre postérieur se rejoignent. Du côté cranial, un léger méplat sépare l'ébauche phallique de l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque. Les coupes histologiques montrent que chez les embryons de ce stade (30 à 40 mg), l'ébauche du membre postérieur est formée d'un amas dense de cellules mésohlastiques d'origine somatopleurale, légèrement basophiles, recouvert à son extrémité apicale par un épiblaste surélevé, formant une crête apicale rudimentaire ; l'ébauche phallique présente une structure mixte (photographies b et c, planche IV) : dans sa partie centrale, elle est formée par des cellules mésohlastiques peu serrées ; sur son bord ventral, au contraire, existent cinq à six assises de cellules à noyau sphérique, à cytoplasme légèrement basophile, serrées les unes

Source : MNHN, Paris

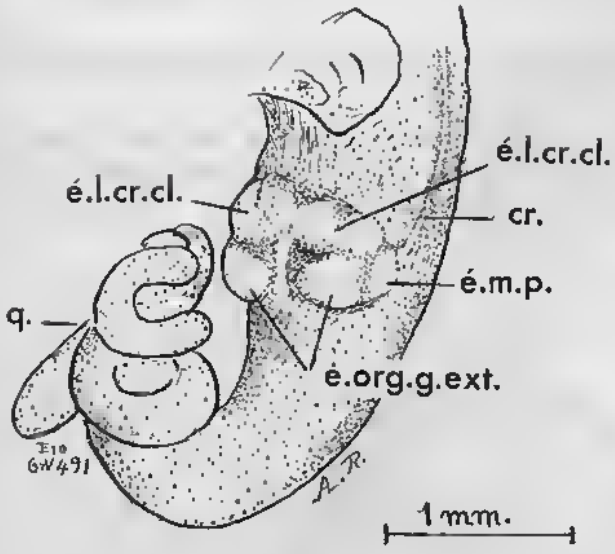


Fig. 2

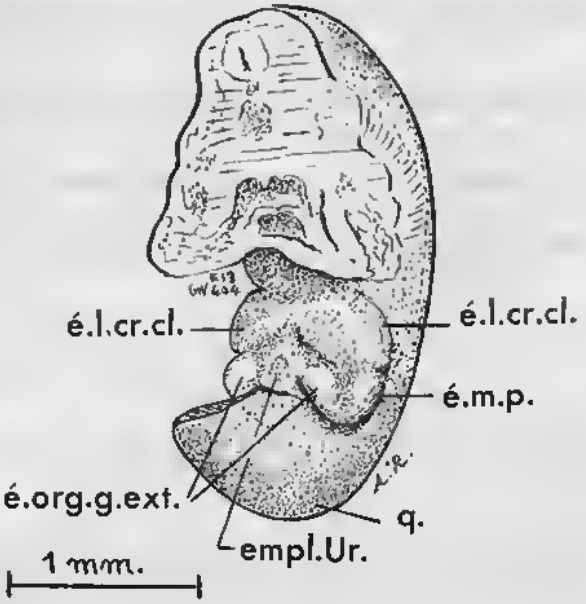


Fig. 3

Figure 2 : Vne ventrale de la partie postérieure du corps d'un jeune embryon d'Orvet pesant 38,6 mg. Autour de l'emplacement de la membrane cloacale se sont formées plusieurs surélévations : en avant, l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque (é.l.cr.cl.) ; de part et d'autre de la membrane cloacale, les ébauches phalliques (é.org.g.ext.) ; et, sur les côtés, les ébauches des membres postérieurs (é.m.p.), auxquelles aboutit une étroite crête rubannée (cr.), reste de la crête de Wolff (Gr. = 24).

Figure 3 : Région cloacale d'un embryon d'Orvet de 6,5 mm de longueur. De part et d'autre de l'emplacement de l'urodaeum (empl.Ur.), deux petits bourrelets se sont formés, constituant les ébauches phalliques (é.org.g.ext.) ; les bords dorso-latéraux de ces ébauches se relient aux ébauches, situées plus dorsalement, des membres postérieurs (é.m.p.) ; en avant de l'emplacement de l'urodaeum, la lèvre craniale du cloaque (é.l.cr.cl.) est ébauchée, sous forme d'une saillie transversale qu'une dépression médiane fait paraître paire (q. : queue) (Gr. = 24).

contre les autres, disposées sous l'épiblaste ; ces cellules qui sont, du côté latéral, en continuité avec celles de l'ébauche du membre, ont été proliférées au stade précédent, en même temps que celles de l'ébauche du membre, par le feuillet mésodermique somatopleural ; elles étaient, alors, venues s'étaler sous l'épiblaste jusqu'à proximité de la paroi latérale de l'urodaeum. Quant à l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque (les coupes histologiques montrent une formation transversale, continue, présentant une légère dépression sur la ligne médio-ventrale), elle dérive d'un épaississement transversal de la paroi ventrale du corps, cranialement par rapport à l'urodaeum (cette paroi du corps englobe la base de la tige de l'allantoïde) (*) ; la lèvre craniale du cloaque est formée d'un tissu mésoblastique assez lâche ; la densité cellulaire va en décroissant dans le sens cranio-caudal. Le soulèvement de l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque est contemporain de celui des ébauches phalliques.

A un stade un peu plus avancé du développement (embryons pesant de 50 à 60 mg), les différentes ébauches de la région cloacale se sont allongées et donnent à cette région un relief caractéristique (photographies b et c, planche II et fig. 4 du texte) :

a) Les ébauches des membres postérieurs [é.m.p.] s'écartent progressivement des autres ébauches et se situent plus dorsalement.

(*) Chez les embryons dont le bourgeon allantoïdien atteint 0,5 mm de longueur, la paroi ventrale du corps se forme juste en arrière de la base de l'allantoïde, par rapprochement et fusion des deux côtés latéraux de la somatopleure ; les replis amniotiques fusionnent sur cette ligne de contact et, se séparant de cette paroi, l'amnios englobera à la fois la partie postérieure du tronc et la queue. Le point de réunion des pariétopleures se situe à hauteur de l'urodaeum ; au cours des stades ultérieurs, la tige de l'allantoïde s'incorpore à la paroi ventrale, mésenchymateuse, du corps jusqu'à l'ombilic.

Source : MNHN, Paris

b) La lèvre craniale du cloaque forme un hourrelet rectiligne, transversal, qui ne présente qu'une légère dépression médiane sur son hord caudal.

c) Les deux ébauches phalliques se sont hypertrophiées et forment maintenant deux monticules saillants disposés de part et d'autre de la memhrane urodaeale.

d) Enfin, deux nouvelles ébauches sont venues s'adjoindre aux précédentes ; ce sont les ébauches, paires, de la lèvre caudale du cloaque, qui apparaissent sous forme de deux petits soulèvements transversaux placés en arrière de l'urodaeum ; elles ne tarderont pas à se rejoindre et à former un hourrelet impair, médian.

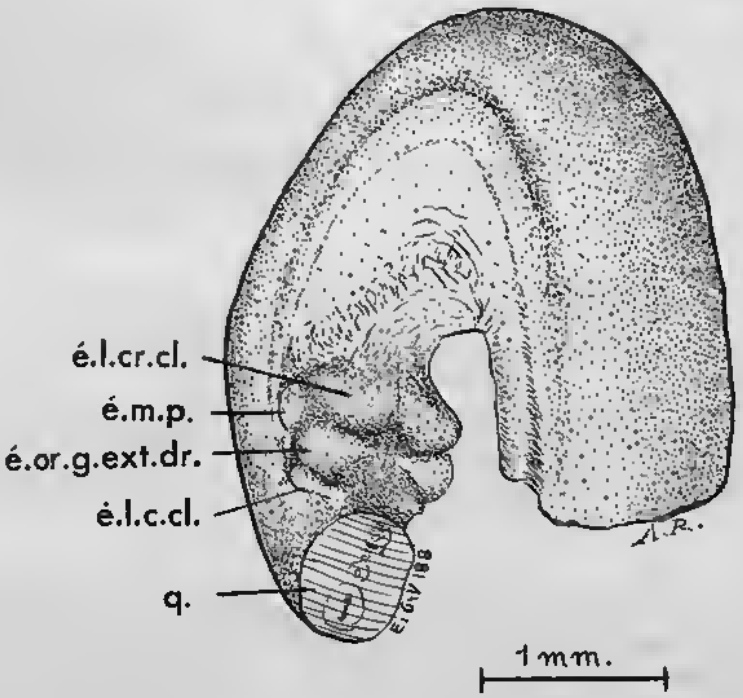


Figure 4 : Région cloacale d'un embryon d'Orvet de 60 mg (dessin à la chambre claire) ; (é.l.c.cl. : ébauche de la lèvre caudale du cloaque ; é.l.cr.cl. : ébauche de la lèvre craniale du cloaque ; é.m.p. : ébauche du membre postérieur ; é.or.g.ext.dr. : ébauche du phallus droit ; q. : queue) (Gr. = 23,5).

Ces trois groupes d'ébauches (lèvre craniale du cloaque, ébauches phalliques, lèvre caudale du cloaque) entourent, maintenant, à la façon d'un rempart, l'aire de la paroi ventrale du corps au centre de laquelle se trouve la membrane cloacale (urodaeale) ; le creux ainsi délimité constitue le proctodaeum.

Au stade de 70 à 80 mg, lèvres craniale et caudale du cloaque sont hien développées, légèrement courhées autour du proctodaeum et, entre leurs extrémités latérales, s'élèvent les ébauches phalliques qui ont pris la forme de deux petits hourgeons cylindriques, à partie distale légèrement renflée (photographie d, planche II).

A partir de ce stade, l'ébauche phallique est formée ; elle va être progressivement modelée pour acquérir ses caractéristiques morphologiques essentielles ; les principales phases de cette mor-

Source : MNHN, Paris

phogenèse ont été décrites dans des travaux antérieurs (RAYNAUD A., 1963 *a* et *b* ; RAYNAUD A., PIEAU C. et RAYNAUD J., 1968) ; elles comportent :

a) Un allongement du phallus et la formation d'une protuhérance latérale à sa base (photographie e, planche II).

b) Le creusement, au stade de 110-120 mg, d'un sillon, encore court, sur la face médiane, hientôt dirigée caudalement, de chaque phallus (photographie e, planche II et fig. 5 *a* et *b* du texte) ; ce sillon est l'ébauche du sillon spermatique ; il est situé dans le prolongement de la gouttière formée par les côtés latéraux, rapprochés, des lèvres, craniale et caudale, du cloaque.

c) Une dilatation de la moitié dorsale supérieure du phallus ; cette moitié vient recouvrir légèrement la moitié ventrale de l'organe ; le sillon spermatique se localise entre ces deux parties et se prolonge, sur la face caudale du phallus, jusqu'à l'extrémité de l'organe (fig. 5 *b* du texte).

d) Le soulèvement de deux saillies à la pointe de chaque phallus, de part et d'autre de l'extrémité du sillon spermatique et l'apparition de stries trausversales sur les côtés de l'organe (emhryons de 250 à 400 mg).

L'examen histologique des phallus, dont les grandes étapes du modelage externe viennent d'être résumées, permet de préciser les phases successives de la différenciation des constituants tissulaires de ces organes.

Au cours des stades du développement compris entre 40 et 60 mg, une prolifération de l'épithélium coelomique du fond du cul-de-sac coelomique caudal essaime des cellules dans la paroi ventrale du corps à bauteur des deux soulèvements formant la lèvre craniale du cloaque ; ces deux soulèvements deviennent plus denses, plus épais, ainsi que la zone médiane qui les sépare et l'ensemble de la paroi ventrale à ce niveau se soulève en un hourrelet transversal, saillant, formant la lèvre craniale du cloaque (photographie c, planche II de ce travail ; voir aussi les figures 7 et 8 d'un travail antérieur [RAYNAUD A., 1963]) ; il est difficile de déterminer si une partie de ces cellules, nouvellement proliférées, pénètre, ou non, dans l'ébauche phallique ; par contre, un grand nomhre de ces cellules s'accumulent autour de l'urodaeum, formaut une enveloppe dense autour de cette chamhre cloacale.

Chez les emhryons pesant de 60 à 65 mg, l'ébauche phallique (photographie a, planche V) est principalement constituée par un aggrégat, dense, de petites cellules mésodermiques, situées sous l'épiblaste, dans la partie distale du hourgeon phallique ; ces cellules proviennent d'une multiplication des assises cellulaires basophiles sous-épiblastiques, des stades antérieurs ; en dessous d'elles existe un mésenchyme lâche ; dans la partie postérieure de l'ébauche phallique commence à se former uue condensation cellulaire, juste au-dessous des assises cellulaires denses : elle est formée de cellules à noyau légèrement hypertrophié, groupées en un amas de forme cylindrique qui peut être suivi sur quelques coupes, en direction caudale, puis se fond dans une condensation cellulaire plus étendue et moins dense, située dans la partie hasale, postérieure, de l'ébauche phallique ; à ce stade, une condensation cellulaire très nette existe, également, dans l'axe de chacune des ébauches, paires, de la lèvre caudale du cloaque ; sa hase se relie au tissu conjonctif situé dans l'axe de la queue.

Au stade de 70 mg, les phallus ont la forme de simples hourgeons à extrémité renflée ; dans leur partie apicale existe encore, sous l'épiblaste, des couches de cellules mésodermiques serrées, denses ; mais sur les hords latéraux de l'ébauche, ce tissu mésodermique est devenu plus lâche, ses cellules sont séparées par de larges espaces clairs ; la condensation cellulaire cylindrique formée au stade précédent est mieux développée ; ses cellules, des myoblastes, sont orientées parallèlement : cette condensation représente le déhut de la différenciation du grand muscle rétracteur du phallus.

Chez les emhryons de 80 mg, la forme des phallus ne s'est guère modifiée et la structure interne de l'organe n'a guère évolué ; toutefois, on note le début de la formation de la protuhérance latérale basale (un amas très dense, de cellules mésodermiques soulève, là, l'épiblaste) (photographie h, planche V) ; le faisceau du muscle rétracteur est maintenant hien apparent (photographies h et c,

Source . MNHN, Paris

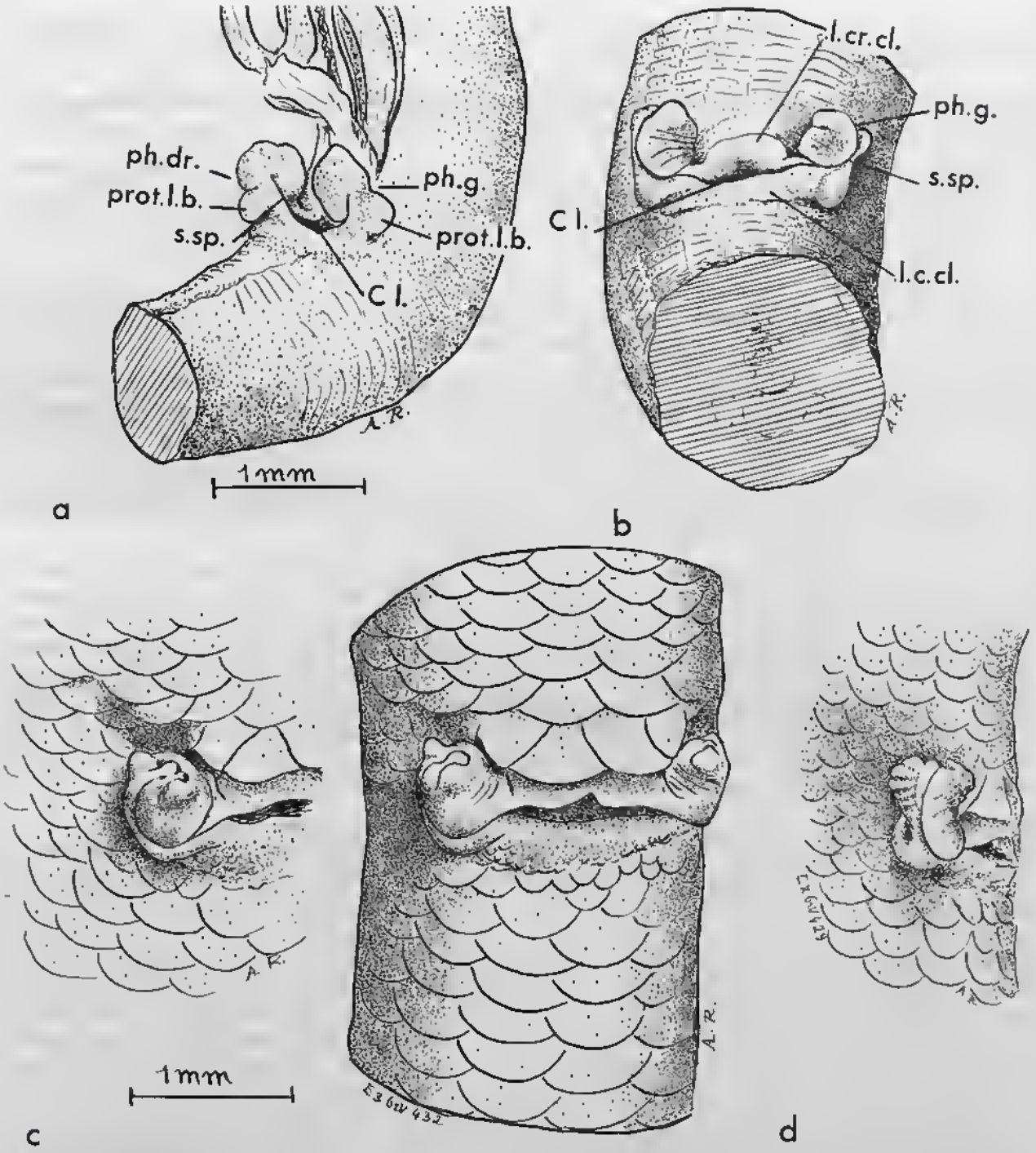


Figure 5 : Région cloacale d'embryons d'Orvet :

a : Embryon pesant 120 mg ; dans les phallus, le sillon spermatique (s.sp.) est en formation et une protubérance latérale (prot.l.b.) s'est développée dans la partie basale de l'organe ; la partie formée du sillon spermatique prolonge la rigole proctodacale formée par les bords latéraux des lèvres craniales (l.cr.cl.) et caudale (l.c.cl.) du cloaque (cl.) (Gr. = 23,5).

b : Embryon de 220 mg ; ici, le sillon spermatique est complètement formé (ph.dr. et ph.g. : phallus droit et phallus gauche) (Gr. = 23,5).

c : Embryon de 400 mg (E3 Orv. 432) : région cloacale en vue d'ensemble à droite ; phallus droit, à gauche sur le dessin : noter la position du sillon spermatique, les saillies apicales et la dépression incurvée à la partie dorsale du sommet du phallus (Gr. = 25).

d : Embryon de 285 mg (E7 Orv. 429) ; vue latérale dn phallus droit ; noter les sillons formés par les invaginations de l'épiblaste sur les parties latérales antérieures dn phallus (Gr. = 25).

Source : MNHN, Paris

planche V) ; enfin, il y a de nombreuses mitoses dans les cellules mésodermiques du phallus (photographie c, planche V).

Les différenciations tissulaires, à l'intérieur des ébauches phalliques, s'accusent progressivement : chez les fœtus de 120 mg, le sillon spermatique commence à se former (dessin de la figure 5 *a* du texte et photographie e de la planche V) ; d'autre part, un autre faisceau musculaire lisse pénètre, par le côté latéral de la base du phallus, à l'intérieur de cet organe et ses fibres se répartissent dans l'espace situé entre le muscle rétracteur et le bord latéro-ventral de l'organe (photographies d et e, planche V).

Chez les embryons de 160 mg, les phallus ont acquis (photographies f et g, planche V) les caractéristiques essentielles de structure : les faisceaux musculaires du puissant muscle rétracteur traversent l'organe parallèlement à son grand axe et se subdivisent, à sa partie apicale, en deux branches, de part et d'autre d'une protéburance médiane de la paroi supérieure ; du côté ventral (caudal) du grand muscle rétracteur, un second faisceau musculaire lisse pénètre dans la base de l'organe et se résout en fibres, au sein d'un tissu conjonctif assez dense parcouru par des capillaires (photographie f, planche V) ; une bande de tissu conjonctif dense, prolongement de celui des lèvres du cloaque (photographie a, planche VI), suit le trajet du sillon spermatique et recouvre ce sillon, dorsalement ; l'épiblaste forme sur les parois médiane et ventrale de l'extrémité du phallus, des invaginations délimitant des sillons annulaires (photographies a et b, planche VI).

Aux stades ultérieurs (embryons pesant de 300 à 500 mg), l'examen histologique des hémipénis montre que le muscle rétracteur principal est entouré d'un tissu conjonctif extrêmement lâche et par des espaces lacunaires permettant une grande mobilité du muscle par rapport aux tissus qui l'environnent (photographie c, planche VI) ; entourant en fer à cheval le sillon spermatique, il existe des assises de tissu conjonctif dense (photographie c, planche VI) ; mais surtout, de part et d'autre du sillon, est disposé un tissu de structure caverneuse, aréolaire, très riche en capillaires et petits vaisseaux sanguins (photographie d, planche VI) ; c'est un lacis vasculaire à éléments anastomosés et ramifiés, séparés par des trabécules de tissu conjonctif ; certains de ces trabécules ont l'aspect de villosités comportant des cellules musculaires lisses et qui pénètrent dans les espaces sanguins et doivent jouer un rôle pour faciliter l'afflux du sang ou maintenir la pression sanguine dans le phallus, lors de l'accouplement ; l'ensemble de ce tissu forme une sorte de corps spongieux qui occupe un volume important dans le phallus et fait de ce dernier un organe pouvant aisément se gonfler sous l'afflux du sang.

Les étapes tardives de cette morphogenèse de l'ébauche phallique ont été illustrées dans un travail antérieur (Raynaud A., Pieau C. et Raynaud J., 1968) ; nous renvoyons le lecteur à cette publication et nous ne faisons figurer ici que des représentations de la morphologie des phallus aux stades de 120, 220 et 400 mg (fig. 5, *a, b, c* du texte).

Rappelons enfin que, pendant toute la durée de la vie fœtale, la morphogenèse des phallus s'effectue d'une manière semblable chez les fœtus des deux sexes ; ce n'est qu'en examinant un nombre assez grand d'embryons, aux approches du terme, que l'on observera que les phallus mâles sont, en général, un peu plus développés que ceux des femelles et que leur sillon spermatique est plus ouvert ; mais ces différences sont faibles.

IV. — LE DÉVELOPPEMENT DES ÉBAUCHES PHALLIQUES CHEZ L'EMBRYON DE LÉZARD VERT

(Lacerta viridis Laur.)

Chez les embryons au 11e jour de l'incubation (embryons de 4,2 mm de longueur [distance courbure cervicale-courbure caudale] et de 6 mm de distance sommet du mésencéphale-courbure caudale) dont le membre antérieur mesure 1 à 1,2 mm de longueur, le champ cloacal, entre la base de la tige de l'allantoïde et la base de la queue est à peu près plat ; à l'examen externe, à la loupe

Source : MNHN, Paris

binoculaire, on ne distingue pas de surélévation nette (fig. 6 *a* du texte) ; cependant, l'examen histologique apporte les indications suivantes : dans la partie craniale du champ cloacal, la paroi ventrale du corps, dans laquelle chemine la tige de l'allantoïde flanquée des artères allantoïdiennes, est épaisse et formée d'un tissu mésenchymateux lâche recouvert par l'épiblaste ; cette paroi, qui se soulèvera plus tard, pour former la lèvre craniale du cloaque est, pour le moment, une aire transversale de tissu, impaire, mais présentant une petite dépression sur son bord ventral, dans le plan sagittal médian ; un peu plus caudalement, de part et d'autre de la chambre urodaeale, la paroi ventrale du corps forme une petite saillie ; chacune de ces deux saillies est située entre la base du membre postérieur et l'urodaeum : elles représentent les ébauches phalliques ; leur structure rappelle celle des ébauches phalliques des embryons d'Orvet ; en effet, dans leur partie ventrale sont disposées, sous l'épiblaste, plusieurs assises de cellules basophiles qui, sur le côté latéral, sont en continuité avec les cellules qui forment la majeure partie du membre postérieur ; sous ces assises, on trouve un tissu conjonctif embryonnaire lâche, parcouru par des capillaires (photographie a, planche VII).

Les ébauches phalliques de l'embryon de Lézard vert apparaissent donc, sous forme de deux petites surélévations disposées de part et d'autre de la membrane urodaeale ; elles occupent la même position et ont la même structure que celles de l'embryon d'Orvet ; au moment de leur premier soulèvement, l'ébauche de la future lèvre craniale du cloaque ne fait pas encore saillie. Au stade suivant (12 à 13 jours d'incubation) (embryons de 6 mm de distance courbure craniale-courbure caudale, dont l'ébauche du membre antérieur mesure de 1,5 à 1,6 mm de longueur), l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque commence à faire saillie (fig. 6 *b* et *c* du texte) ; cette ébauche se forme à partir de la paroi ventrale du corps, au niveau transversal correspondant à celui de l'insertion des membres postérieurs (fig. 6 *c* du texte) et cette paroi ventrale se renfle de part et d'autre de la ligne médiane en deux soulèvements oblongs, largement en continuité dans le plan médian (photographie b, planche VII) ; ces renflements sont formés d'un tissu mésenchymateux lâche ; un peu plus caudalement, les renflements de la lèvre cloacale craniale s'atténuent et un méplat sépare ces ébauches des deux monticules phalliques devenus maintenant plus apparents (*) (fig. 6 *c* du texte et photographie c, planche VII). A un stade un peu plus avancé (embryons dont le membre antérieur mesure de 1,6 à 1,7 mm de longueur), les deux lobes de la lèvre craniale et les ébauches phalliques sont devenus un peu plus saillants (photographies d et e, planche VII) et commencent à former une surélévation délimitant une partie interne (l'ébauche du proctodaeum) au centre de laquelle fait saillie une crête allongée dans le plan sagittal médian (fig. 6 *d* du texte) ; cette crête est formée par l'avancée de l'arête ventrale de la partie supérieure de l'urodaeum (qui présente, en section transversale, une forme triangulaire, une pointe du triangle étant dirigée ventralement dans le plan sagittal médian et soulevant l'épiblaste).

Chez les embryons plus âgés, dont le membre antérieur, au stade de palette, mesure 2 mm de longueur, le relief du cloaque a acquis ses caractères essentiels (fig. 6 *e* du texte) : les ébauches phalliques, en continuité, par leur base, avec les bords latéro-ventraux de la lèvre craniale du cloaque, forment un rempart en fer à cheval entourant le proctodaeum ; celui-ci est presque complètement circonscrit par une surélévation circulaire, car deux nouvelles petites saillies, nées en arrière des ébauches phalliques et représentant les ébauches de la lèvre caudale du cloaque ont pris naissance à ce stade. La disposition ainsi réalisée est voisine de celle observée chez l'embryon d'Orvet au stade de 50 mg.

Au centre du proctodaeum, allongée dans le plan sagittal médian, se trouve la crête épiblastique recouvrant la pointe ventrale de l'urodaeum et la membrane cloacale.

(*) Les divers embryons examinés offrent des variations quant au degré de soulèvement de la lèvre craniale du cloaque et des ébauches phalliques : nous avons observé un soulèvement de la lèvre craniale chez un embryon dont l'ébauche du membre antérieur ne mesure que 1,2 mm de longueur. Par contre, les ébauches phalliques ne sont pas encore nettement saillantes chez deux embryons dont le membre antérieur mesure 1,5 mm de longueur.

Source : MNHN, Paris

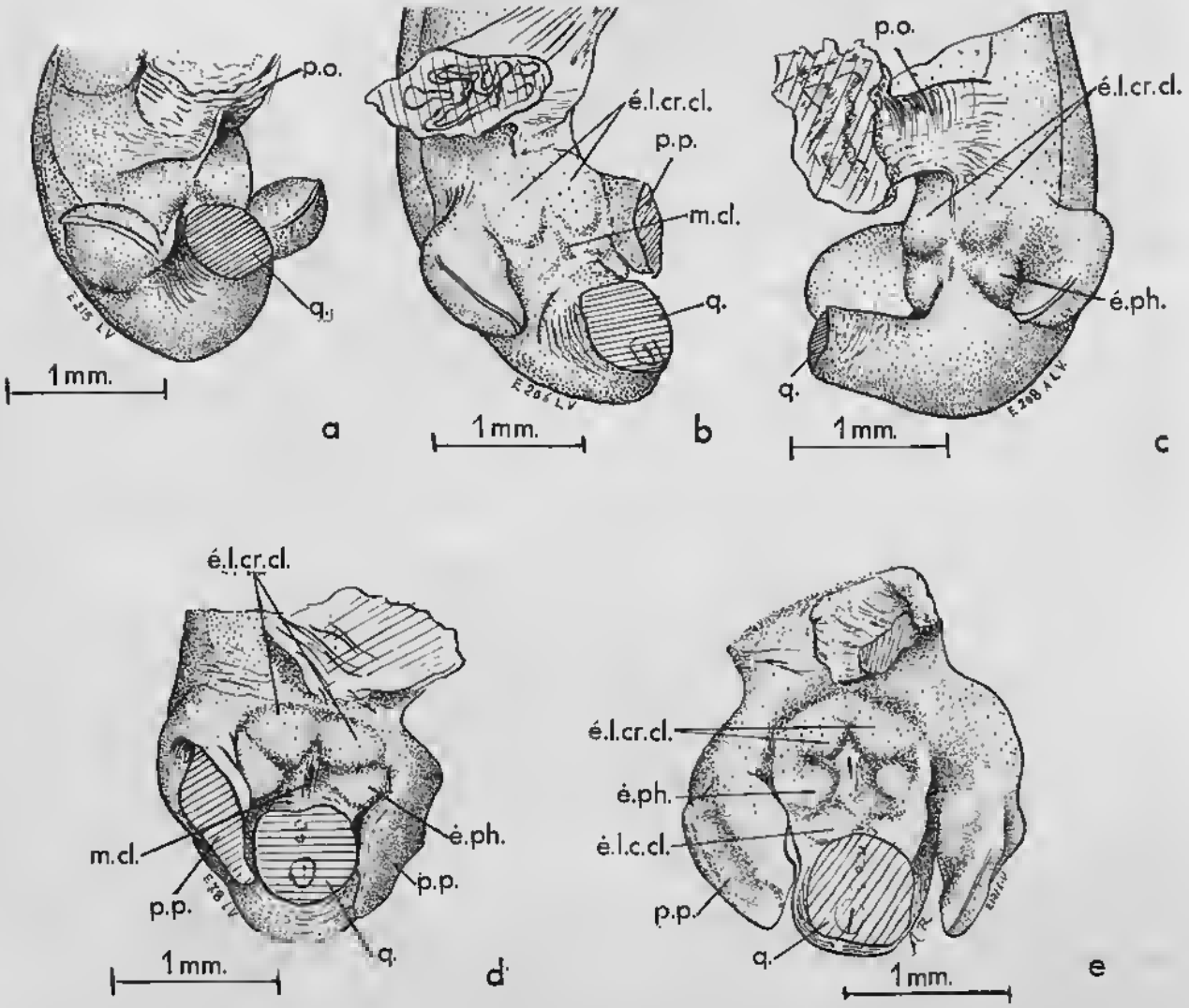


Figure 6 : Dessins, à la chambre claire, de la région cloacale, d'embryons de *Lacerta viridis*, montrant l'acquisition du relief de cette région et la formation des ébauches paires de la lèvre craniale du cloaque (é.l.cr.cl.) et des ébauches phalliques (é.ph.) (m.cl. : membrane cloacale ; p.o. : pédicule ombilical ; p.p. : patte postérieure ; q. : queue).

Dessin a : Chez un embryon de 4,2 mm de longueur (dont l'ébauche du membre antérieur mesure 1 mm), le champ cloacal, entre le pédicule ombilical et la base de la queue, est à peu près plat (Gr. = 21,5).

Dessins b et c : Chez deux embryons de 6 mm de longueur (dont le membre antérieur mesure 1,5 mm [embryon du dessin *b*] et 1,6 mm de longueur [embryon du dessin *c*]), deux légers soulèvements, dans la partie craniale du champ cloacal, traduisent l'apparition de la lèvre craniale du cloaque ; les ébauches phalliques (é.ph.), encore peu apparentes chez l'embryon représenté sur le dessin *b*, sont bien visibles chez l'embryon dont la région cloacale est représentée sur le dessin *c* (Gr. = 20,5).

Dessin d : Région cloacale, d'un embryon de 7 mm de longueur (dont le membre antérieur droit mesure 1,7 mm) ; les ébauches paires de la lèvre craniale du cloaque sont bien formées ; les ébauches phalliques (é.ph.) sont représentées par deux petits soulèvements situés en arrière des renflements de la lèvre craniale du cloaque et de part et d'autre de la membrane cloacale (m.cl.) (Gr. = 22,5).

Dessin e : Région cloacale d'un embryon de Lézard vert, dont les membres ont la forme d'une palette, à bord régulièrement courbe (les rayons des doigts ne sont pas indiqués ; la longueur du membre antérieur est voisine de 2 mm), les ébauches phalliques sont unies par leur base, à l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque ; les ébauches, paires, de la lèvre caudale du cloaque (é.l.c.cl.) commencent à se soulever ; l'ensemble de ces formations en relief délimite le proctodaeum, dont le centre est occupé par la membrane cloacale (Gr. = 22,5).

Source : MNHN, Paris

A ce stade, la lèvre craniale du cloaque présente encore une disposition bilobée, car une dépression assez accusée, dans le plan saggital médian, sépare dans leur partie médio-ventrale, les deux renflements, soulèvements de cette partie de la paroi ventrale du corps.

A un stade ultérieur (embryons de 7 à 8 mm de longueur [distance courbure craniale-courbure caudale]), les phallus ont pris la forme de petites massues, de 0,5 mm de longueur, faisant saillie hors du proctodaeum, serrées l'une contre l'autre, de part et d'antre de la membrane cloacale (photographie f, planche VII) et entourées par le repli circulaire continu formé par les lèvres du cloaque. L'évolution ultérieure des phallus dans les deux sexes et son contrôle par l'hormone femelle ont été décrits dans un autre travail (RAYNAUD A., 1967).

Nous avons complété et contrôlé les observations précédentes par l'étude histologique de jeunes embryons de *Lacerta sicula ;* chez cette espèce, l'évolution de la région cloacale est en tous points comparable à celle de *Lacerta viridis :* les ébauches phalliques apparaissent le 8e jour de l'incubation (à 26-27°) chez des embryons mesurant 4,6 à 5 mm de distance courbure cervicale-courbure caudale ; ce sont deux petites surélévations de la paroi du corps situées de part et d'autre de la membrane cloacale ; les lèvres du cloaque sont des épaississements mésenchymateux de la paroi du corps, initialement bilobés, qui se forment en avant (lèvre craniale), puis en arrière (lèvre caudale) de la membrane cloacale ; au cours de leur développement, elles forment un repli circulaire continu qui entoure, puis recouvre, les ébauches phalliques.

V. — LE DÉVELOPPEMENT DE LA RÉGION CLOACALE ET DES ÉBAUCHES PHALLIQUES DE L'EMBRYON DE COULEUVRE TESSELÉE

(Tropidonotus tessellata Laur.)

Chez les très jeunes embryons, mesurant de 3 à 5 mm de longueur (*), on n'observe rien de particulier dans les parois de la région cloacale : le mésoderme somatopleural est formé de deux à trois assises de cellules ; il n'a pas proliféré et la pariétopleure ne s'est pas épaissie.

Chez les embryons pesant de 30 à 50 mg, on constate que, dans la région troncale postérieure, la pariétopleure s'épaissit de part et d'autre de la chambre cloacale (photographies a et b, planche VIII) et forme un renflement visible extérieurement, le renflement latéral cloacal ; les coupes histologiques (photographies c et d, planche VIII) montrent qu'à ce stade, cet épaississement pariétopleural est constitué par des cellules mésenchymateuses banales (dont certaines paraissent provenir de la région dorsale du corps), auxquelles s'adjoignent des cellules proliférées par le mésoderme somatopleural ; il existe de nombreuses mitoses dans ce feuillet mésodermique ; et du côté latéral, il ne présente pas de limite, ses cellules s'étagent en plusieurs assises qui s'enfoncent, irrégulièrement, dans le renflement latéral ; quand on compare cet aspect histologique à celui du renflement latéral de l'embryon d'Orvet, on constate que chez ce dernier, la prolifération du mésoderme somatopleural est plus accentuée et que les cellules qui en sont issues forment un amas homogène ; mais, par sa position et son mode de formation, le renflement latéral cloacal de l'embryon de Couleuvre est semblable à celui de l'embryon d'Orvet (comparer les photographies a et b de la planche VIII aux photographies a et b

(*) Chez ces embryons, l'œil n'est pas encore pigmenté ; le cristallin a la forme d'une sphère creuse ; le bourgeon maxillaire supérieur, encore très court, arrive à proximité du bord interne de l'œil ; le creux olfactif est largement ouvert, en forme de cupule ; en arrière de l'arc hyoïdien, on distingue deux arcs branchiaux.

Source : MNHN, Paris

de la planche III). A l'intérieur de cet épaississement de la pariétopleure, les cellules continuent à se multiplier ; et chez les embryons pesant de 80 à 100 mg, chaque épaississement forme une protubérance marquée d'environ 0,5 mm de diamètre, déjà allongée caudalement, sur les côtés de la région cloacale (photographies a et h de la planche IX, h et c de la planche X et dessins des figures 7 *a* et *b* du texte).

L'examen externe des embryons pesant de 80 à 100 mg (photographies a et h de la planche IX, dessins a et h de la figure 7 du texte) révèle un certain nombre de particularités dans la région où est situé cet épaississement latéral cloacal ; là, la face dorsale du tronc présente une courbure moins accentuée et il existe cinq à six somites (ce sont les somites S_{170} à S_{176}) qui sont plus larges et plus courts que ceux qui les précèdent ou qui les suivent (*) (il y a, environ, 230 somites chez les embryons à ce stade) ; d'autre part, le bord ventral de deux somites arrive au contact du bord dorsal du renflement latéral (l'extrémité ventrale d'un autre somite — précédant les deux ci-dessus mentionnés — se recourbe et se dirige vers le bord cranial de la base du renflement latéral).

L'examen histologique montre que, chez les embryons pesant de 80 à 100 mg, deux somites envoient un prolongement ventral qui pénètre dans le renflement latéral ; ces renflements présentent (photogaphies b, c, d de la planche X) la structure suivante : leur bord externe est régulièrement courbe ; l'épiblaste qui les recouvre est légèrement épaissi sur toute sa surface ; il n'existe pas, ici, d'épaississement épiblastique localisé (crête apicale) comme on en trouve sur la partie dorsale du renflement latéral de l'embryon d'Orvet ; les cellules qui constituent le renflement latéral cloacal de l'embryon de Couleuvre sont disposées sans ordre et leur noyau a une forme irrégulière ; de plus, surtout dans la moitié antérieure du renflement, elles sont séparées par des espaces clairs, une substance intercellulaire liquide et par des capillaires sanguins assez nombreux ; dans la moitié postérieure de l'ébauche, les cellules sont plus serrées. A hauteur du renflement, deux somites présentent des modifications : leur paroi ventrale n'est pas repliée du côté médian, elle est allongée dans le prolongement du corps principal du somite, en direction dorso-ventrale ; elle pénètre dans la partie dorsale du renflement latéral et elle essaime des cellules dans cette partie, cellules orientées en travées divergeant depuis l'extrémité ventrale du somite ; ce n'est que dans la partie postérieure du somite que le bord ventral se recourbe et referme le somite, du côté médian. Des deux somites qui présentent des modifications, l'un pénètre dans la moitié antérieure du renflement latéral cloacal, l'autre dans la base dorsale de la moitié postérieure de ce renflement (les deux somites précèdant ceux-ci et les deux qui les suivent présentent également des modifications, leur bord ventral est moins recourbé que normalement, mais ils n'essaiment pas de cellules à leur extrémité ventrale).

Chez les embryons pesant de 95 à 120 mg, le renflement latéral cloacal est resté convexe du côté externe et régulièrement courbe dans sa moitié antérieure ; dans sa partie postérieure, par contre, il est devenu plus saillant et il forme maintenant une protubérance marquée, à la fois dans le sens latéral et dans le sens caudal : elle commence, en effet, à s'allonger, nettement, vers l'arrière, parallèlement à l'axe de la queue, dans cette région, pour former l'ébauche de l'organe copulateur. A ce stade, les somites situés à hauteur du renflement latéral cloacal présentent les mêmes aspects qu'aux stades précédents ; ainsi, chez un embryon de 116 mg, nons avons constaté que les trois somites précédant l'ébauche phallique devenaient progressivement plus larges ; le quatrième somite, situé à hauteur de la base de l'ébauche phallique est très large et il en est de même des deux suivants qui sont placés en arrière de l'ébauche. L'examen histologique montre que la moitié antérieure du renflement est formée d'un tissu assez lâche ; par contre, dans la moitié postérieure, saillante, la densité cellulaire est plus forte et les cellules se multiplient activement ; sur une coupe, à ce niveau (pho-

(*) Le fait que cinq à six somites présentent, dans cette région, des modifications comparables (raccourcissement et élargissement dans le sens longitudinal) signifie-t-il qu'autrefois, chez les ancêtres de ces Couleuvres, ces somites prenaient part à la constitution d'une structure plus étendue que le renflement latéral actuel ? Cette hypothèse concorderait avec l'observation qui montre que chez les embryons étudiés ici, quatre nerfs spinaux atteignent le renflement cloacal et que le trajet des deux nerfs les plus postérieurs, est fortement incurvé cranialement pour atteindre l'ébauche phallique.

Source . MNHN, Paris

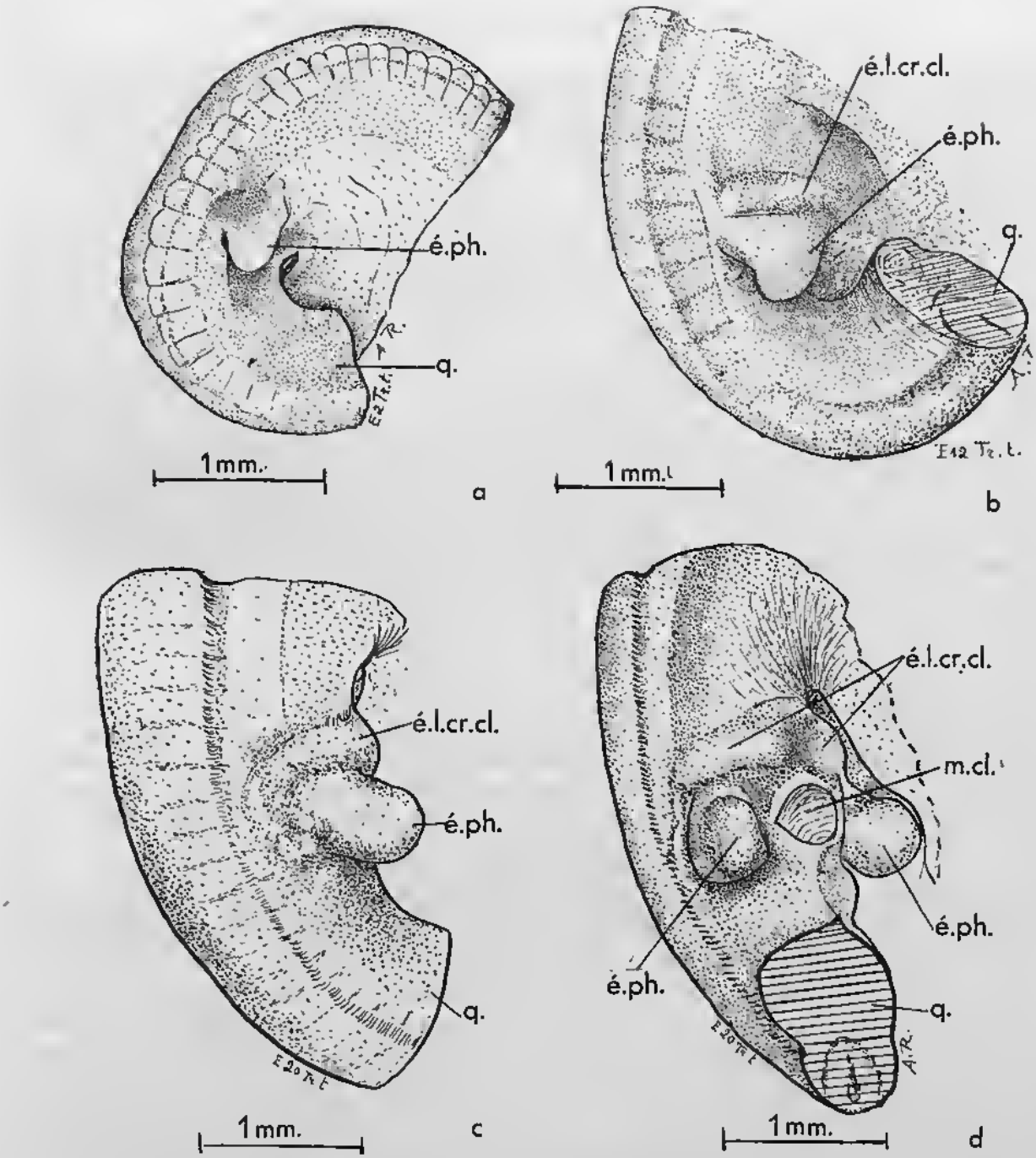


Figure 7 : **Dessins à la chambre claire de la région postérieure du corps de jeunes embryons de Couleuvre tessellée *(Tropidonotus tessellata)* montrant la formation du relief de la région cloacale et le développement des ébauches phalliques (Gr. = 24 pour les quatre dessins).**

***a* :** **Embryon de 80 mg ; sur les côtés latéraux de la région cloacale, l'épaississement pariétopleural commence à s'allonger caudalement, pour former l'ébauche phallique (é.ph.) (q. : queue, sectionnée).**

***b* :** **Embryon femelle de 190 mg ; l'ébauche phallique (é.ph.) est bien individualisée et l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque (é.l.cr.cl.) (seule, la moitié droite de cette ébauche est visible sur ce dessin) commence à se soulever (q. : queue sectionnée).**

***c* et *d* :** **Vues latérale et ventrale de la région cloacale d'un embryon mâle, un peu plus développé que le précédent (ici, la narine externe est formée et il n'y a plus d'encoche, en dessous d'elle, à la lèvre supérieure, l'œil est pigmenté, mais le corps n'est pas encore pigmenté ; les écailles ne sont pas formées). Les ébauches, paires, de la lèvre craniale du cloaque (é.l.cr.cl.) sont formées mais sont encore séparées sur la ligne médiane ; les ébauches phalliques (é.ph.) atteignent 0,6 mm de longueur et elles proéminent de part et d'autre de la membrane cloacale (m.cl.) (q. : queue, sectionnée).**

Source : MNHN, Paris

tographies b et c, planche X), on voit que l'épiblaste qui recouvre cette partie saillante est plus épais qu'ailleurs et qu'il existe, encore, un prolongement d'un somite qui essaime des cellules dans la base de l'ébauche phallique ; de nombreuses cellules sont en prolifération dans l'extrémité ventrale du somite et de nombreuses mitoses s'observent aussi parmi les cellules qui dérivent du somite et forment des travées divergeant depuis l'extrémité ventrale du somite ; l'aspect général de cette coupe rappelle celui de l'ébauche du membre postérieur des jeunes embryons d'Orvet ; d'autre part, il existe deux épaississements épiblastiques lenticulaires sur le bord ventral de cette partie saillante de l'ébauche phallique (l'un d'eux est indiqué par une flèche sur la photographie c de la planche X) ; ils sont situés à un niveau transversal qui correspond à celui de la pénétration maximum du somite dans la base de la partie saillante de l'ébauche ; et cette pénétration du somite se situe à un niveau transversal correspondant, approximativement, à celui auquel l'extrémité caudale du canal de Wolff s'ouvre dans l'urodaeum. L'ébauche phallique de la Couleuvre occupe donc, sur la partie latérale de la région cloacale, un emplacement semblable à celui qu'occupe, chez l'embryon d'Orvet, l'ébauche du membre postérieur (ceci apparaît avec plus de netteté sur les dessins des figures 8, 9 et 10 du texte se rapportant à des embryons plus âgés) ; d'autre part, comme l'ébauche du membre de l'Orvet, l'ébauche phallique de la Couleuvre est délimitée, à sa base, par un pli de l'épiblaste et les coupes passant à ce niveau donnent, pour les deux types d'ébauches, des images histologiques semblables ; mais la structure interne des deux ébauches est différente, ainsi que leur axe de croissance (l'ébauche du membre postérieur de l'Orvet croît, d'abord, en direction latérale, l'ébauche phallique de la Couleuvre s'allonge en direction postérieure).

Chez les embryons de 150 mg, les ébauches phalliques se sont allongées en direction caudale (fig. 8 et 9 du texte) ; elles forment chacune une saillie latérale qui reste rattachée à la paroi du corps sur presque toute sa longueur, sauf à son extrémité caudale (fig. 8 du texte) ; à ce stade, la partie antérieure du renflement latéral de la région cloacale ne fait presque plus saillie. Les coupes histologiques montrent, en outre, que, de la pointe ventrale du somite qui pénètre dans la base de l'ébauche phallique, part un faisceau divergent de travées cellulaires qui s'enfoncent dans la base de l'ébauche ; il s'agit vraisemblablement là de myoblastes, séparés par des capillaires.

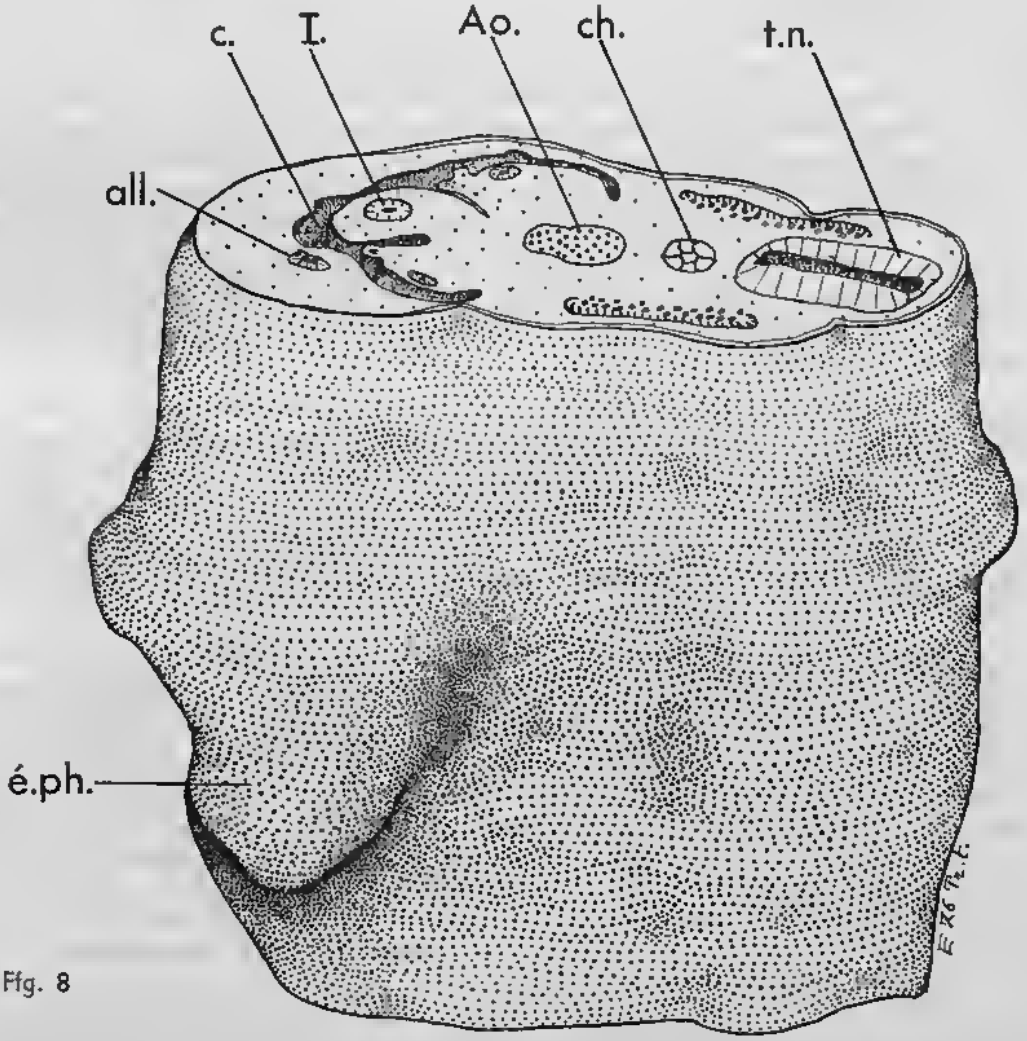
Au stade de 180 à 200 mg (*), les ébauches phalliques ont pris la forme de bourgeons assez volumineux à large base, à partie distale plus étroite et cylindrique dont l'axe est dirigé caudalement ; elles mesurent environ 0,8 mm de longueur ; elles font saillie sur les côtés latéraux de la région cloacale (photographies c, d, e, planche IX et reconstruction reproduite sur la figure 10 du texte) mais sont encore rattachées à la paroi du corps sur une grande partie de leur longueur ; ces photographies et cette reconstruction montrent que la base de l'ébauche phallique se prolonge en direction dorsale et arrive à proximité du bord ventral de deux somites ; ce prolongement fait légèrement saillie sur le côté latéral de la base du phallus et est bien visible sur les photographies d et e de la planche IX ; d'autre part, entre les stades de 150 à 180 mg, les ébauches, paires, de la lèvre craniale du cloaque commencent à se soulever, chacune sous forme d'un bourrelet disposé transversalement, contre le bord cranial de l'ébauche phallique (photographies c et d, planche IX et dessins c et d de la figure 7 du texte) ; en même temps, un léger soulèvement commence à se former sur le bord latéral de la partie caudale de la base de l'ébauche phallique. L'examen histologique montre que l'ébauche phallique forme une protubérance sur la paroi latérale du corps, à hauteur de l'urodaeum et en dessous (postérieurement) de cette chambre ; sa base est située à une certaine distance des bords latéraux de l'urodaeum (photographies a et b, planche XI) ; l'ébauche phallique est recouverte par un épiblaste assez mince et elle est formée d'un amas de petites cellules mésodermiques indifférenciées séparées par une substance interstitielle liquide ; dans la partie distale de l'ébauche, elles sont groupées en un amas dense ;

(*) A ces stades, les embryons ne sont pas encore pigmentés ; l'œil est pigmenté et de taille relativement réduite ; les creux olfactifs sont fermés mais une petite encoche dans le bord de la mâchoire supérieure marque l'emplacement qu'ils occupaient antérieurement ; au-dessus de la pointe de l'encoche, une dépression marque l'emplacement de la narine externe en train de se délimiter.

0 564 013 6

Source . MNHN, Paris

dans la base de l'ébauche pénètre l'extrémité d'un somite ; cette extrémité se prolonge par des travées de cellules à noyau ovoïde ou sphérique, plus volumineux que celui des autres cellules de l'ébauche et à cytoplasme plus abondant ; ces travées sont bien apparentes dans la partie axiale de l'ébauche ; leurs cellules se multiplient activement, par mitose ; elles pénètrent dans la partie cylindrique de l'ébauche, mais n'atteignent pas son extrémité distale. L'examen microscopique montre que la saillie latérale présente sur la base de l'ébauche phallique est située sur le côté latéral du prolongement du somite (*).



Figures 8 et 9 : Reconstructions graphiques, en vue perspective, effectuées selon la méthode de Lison, de la partie postérieure du tronc d'un embryon de *Tropidonotus tessellata* pesant 144 mg (E 76 Tr.t) (*8 :* en vue latéro-dorsale, *9 :* en vue latéro-ventrale) ; ces reconstructions montrent la position des ébauches phalliques (é.ph.) par rapport à la position de la chambre urodaeale (dont la limite [l.ch.Ur.] est indiquée par un trait discontinu sur la figure 9) et leur allongement en direction caudale (all. : allantoïde ; Ao. : aorte ; ch. : chorde dorsale ; e. : coelome ; I. : intestin postérieur ; m.cl. : membrane cloacale ; t.n. : tube nerveux) (Gr. = 120).

*) A ce stade, quelques particularités ont été observées dans l'épiblaste de l'ébauche phallique : ce sont de très petites excroissances résultant de la prolifération d'un petit groupe de cellules superficielles de l'épiblaste ; elles forment, chacune, un petit nodule constitué d'une dizaine à une trentaine de cellules, qui fait saillie à la surface de l'épiblaste.

Source : MNHN, Paris

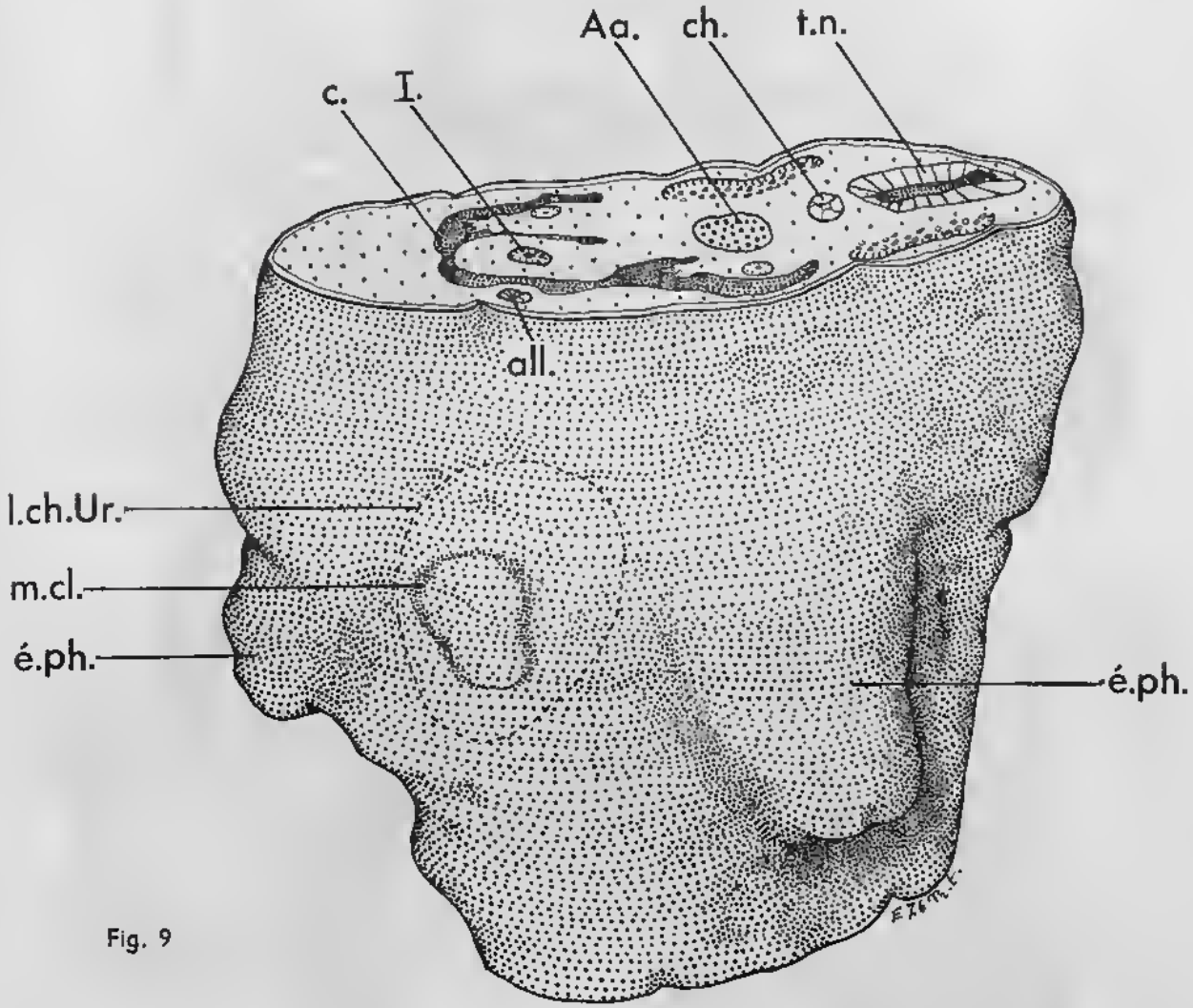


Fig. 9

Au stade de 250 mg, l'ébauche phallique est bien constituée, allongée en direction ventro-caudale ; sa base est restée large et présente une protubérance latérale, mais sa partie distale s'est amincie ; les deux ébauches font saillie, de part et d'autre de la région cloacale (photographie f, planche IX et dessins c et d de la figure 7 du texte) ; le champ cloacal est légèrement soulevé ; la membrane cloacale constituée par la juxtaposition de la paroi ventrale de l'urodaeum et de l'épiblaste sus-jacent n'est pas encore résorbée ; et à ce stade, l'urodaeum paraît dilaté par un liquide ; les ébauches, encore paires, de la lèvre craniale du cloaque font saillie au-dessus de la base craniale des phallus ; les ébauches de la lèvre caudale du cloaque ne sont pas formées. L'examen histologique montre que l'ébauche phallique est composée d'un tissu dense, dont les cellules se multiplient activement ; le faisceau de cellules disposé axialement, décrit au stade précédent, est maintenant bien développé ; son point de départ est situé à proximité de l'extrémité ventrale du somite ; ses cellules se multiplient toujours activement, mais quelques pycnoses sont aussi présentes et des nerfs suivent son trajet ; le sillon spermatique n'est pas encore formé ; du côté médian, la base de l'ébauche se rattache à la paroi ventrale du corps, toujours à une certaine distance du bord latéral de la membrane cloacale. Au total, quatre nerfs spinaux innervent l'ébauche phallique, à ce stade : deux (les plus

Source . MNHN, Paris

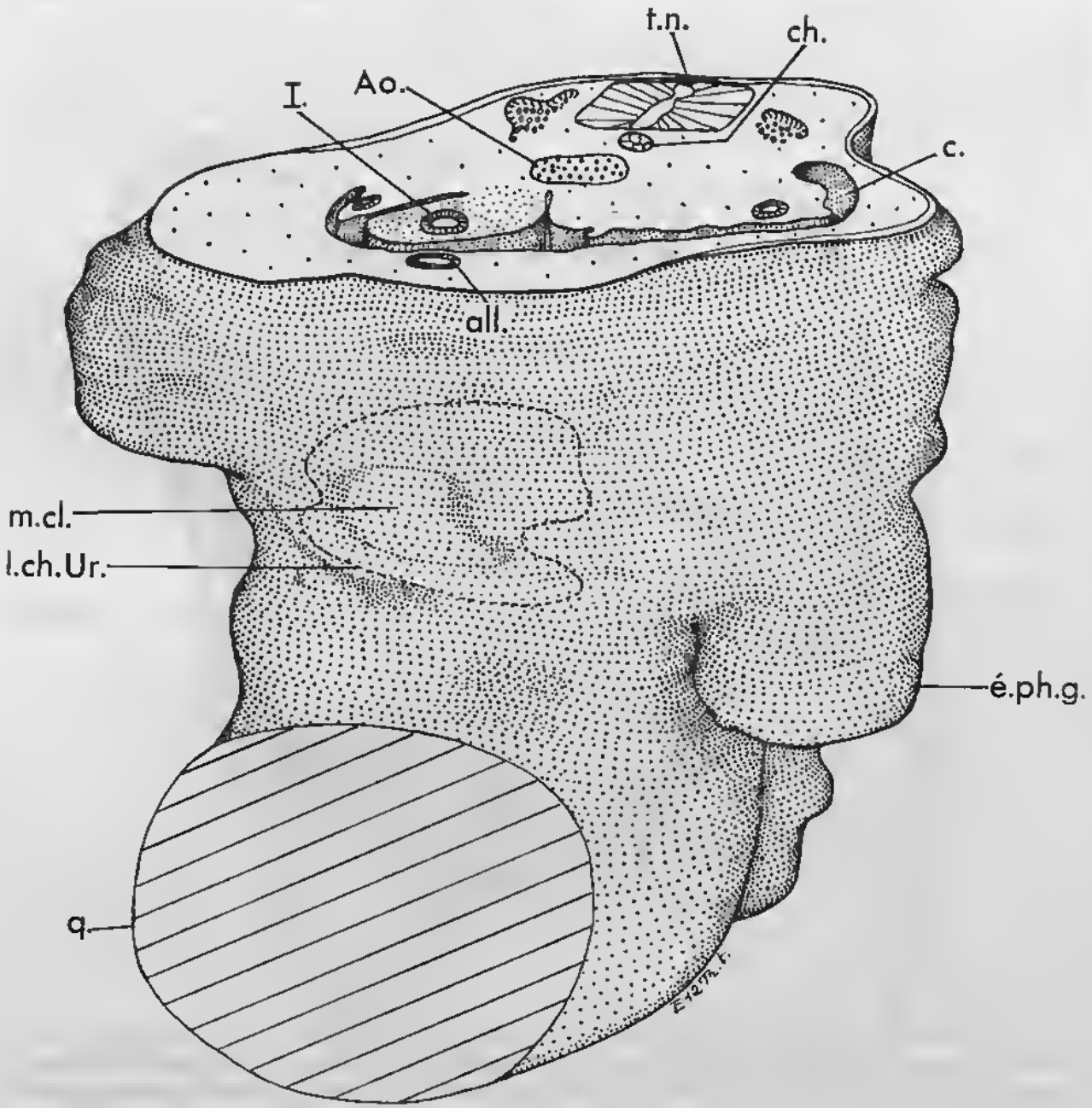


Figure 10 : Reconstruction graphique, en vue perspective, effectuée selon la méthode de Lison, de la partie postérieure du tronc, d'un embryon de *Tropidonotus tessellata* de 190 mg (E 12 Tr.t.) ; l'ébauche phallique gauche (é.ph.g.) seul visible, a la forme d'un appendice allongé longitudinalement sur le côté latéral de la région cloacale (all. : allantoïde Ao. : aorte ; ch. : chorde dorsale ; c. : coelome ; I. : intestin postérieur ; l.ch.Ur. : limite de la chambre urodaeale m.cl. : membrane cloacale ; t.n. : tube nerveux) (Gr. = 107).

craniaux des quatre) pénètrent dans la partie latérale de la base de l'ébauche et le plus caudal des deux envoie des ramifications vers la partie interne de l'ébauche : les deux nerfs suivants atteignent la région axiale de la partie saillante de l'ébauche et se prolongent à l'intérieur de cette partie ; un cinquième uerf, à trajet très incurvé cranialement, se dirige vers la partie postérieure de la base de l'ébauche.

Source : MNHN, Paris

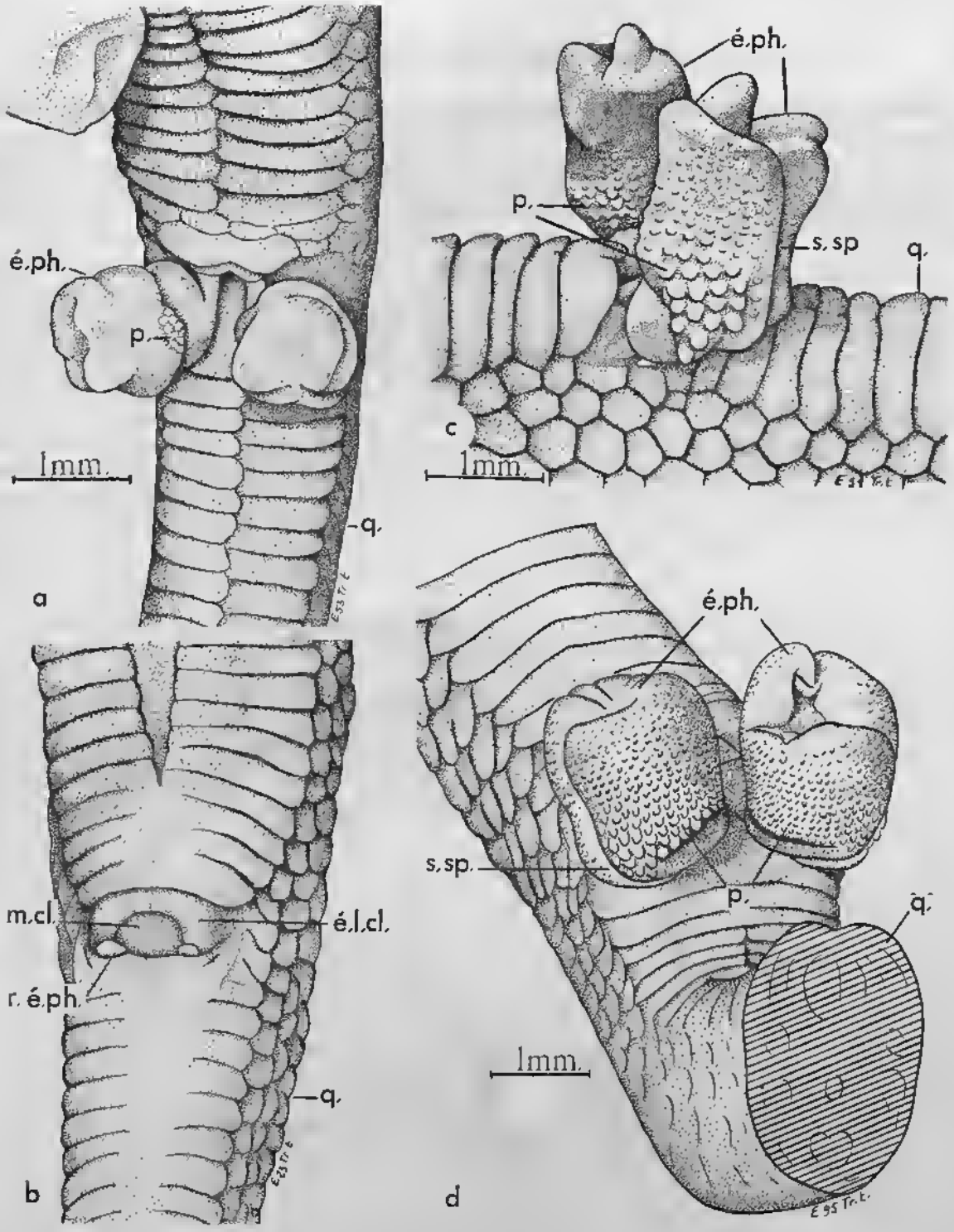


Figure 11 : Régions cloacales d'embryons de Couleuvre tessellée ;

a : Vue ventrale montrant les ébauches phalliques (é.ph.) chez un embryon mâle pesant 761 mg et mesurant 10,6 cm de l'extrémité du museau au cloaque, 13 cm de longueur totale (après fixation dans le mélange de Bouin) ; des petites papilles (p.) apparaissent à la surface des ébauches phalliques (Gr. = 18).

b : Vue ventrale montrant les restes des ébauches phalliques (r.é.ph.) chez un embryon femelle pesant (après fixation) 875 mg et mesurant 10,5 cm de l'extrémité du museau au cloaque, 13 cm de longueur totale (é.l.cl. : ébauche de la lèvre du cloaque ; m.cl. : membrane cloacale) (Gr. = 18).

c : Vue latérale montrant les ébauches phalliques (é.ph.) chez un embryon mâle pesant 1 250 mg et mesurant 12,2 cm de l'extrémité du museau au cloaque, 3,1 cm du cloaque à l'extrémité de la queue (après fixation) (p. : papilles ; s.sp. : sillon spermatique) (Gr. = 18).

d : Vue ventro-caudale montrant les ébauches phalliques (é.ph.) chez un embryon mâle pesant 2,080 g et mesurant 13,7 cm de l'extrémité du museau au cloaque, 17,4 cm de longueur totale (avant fixation) ; noter que les ébauches phalliques sont hérissées de nombreuses papilles (p.) et que leur sommet est invaginé (s.sp. : sillon spermatique ; q. : queue) (Gr. = 15).

Source : MNHN, Paris

Chez les embryons plus âgés, des différenciations sexuelles apparaissent dans les ébauches phalliques.

Chez les embryons mâles de 300 mg, les phallus atteignent 1,3 mm de longueur ; ils sont allongés, saillants en direction ventro-caudale et des renflements et des dépressions modèlent leur paroi (photographie g de la planche IX).

Chez les embryons mâles de 6 cm de longueur (distance extrémité du museau-cloaque), les phallus ont leur base très rapprochée de part et d'autre de la membrane cloacale ; le sillon spermatique est formé sur une grande partie de la paroi médiane et caudale du phallus ; il débute près du bord latéral de la membrane cloacale ; dans la partie interne du phallus, le faisceau musculaire axial est bien différencié ; du bord latéral de la base du phallus naît un cordon épithélial, ébauche de la glande qui s'enfonce dans le tissu situé en arrière du cloaque.

Chez les fœtus mâles de 10 cm de longueur (pesant environ 750 mg), les phallus ont acquis leur configuration générale caractéristique (photographie d, planche XI), avec un grand faisceau musculaire axial (ébauche du muscle rétracteur) plongé dans un tissu conjonctif lâche, un sillon

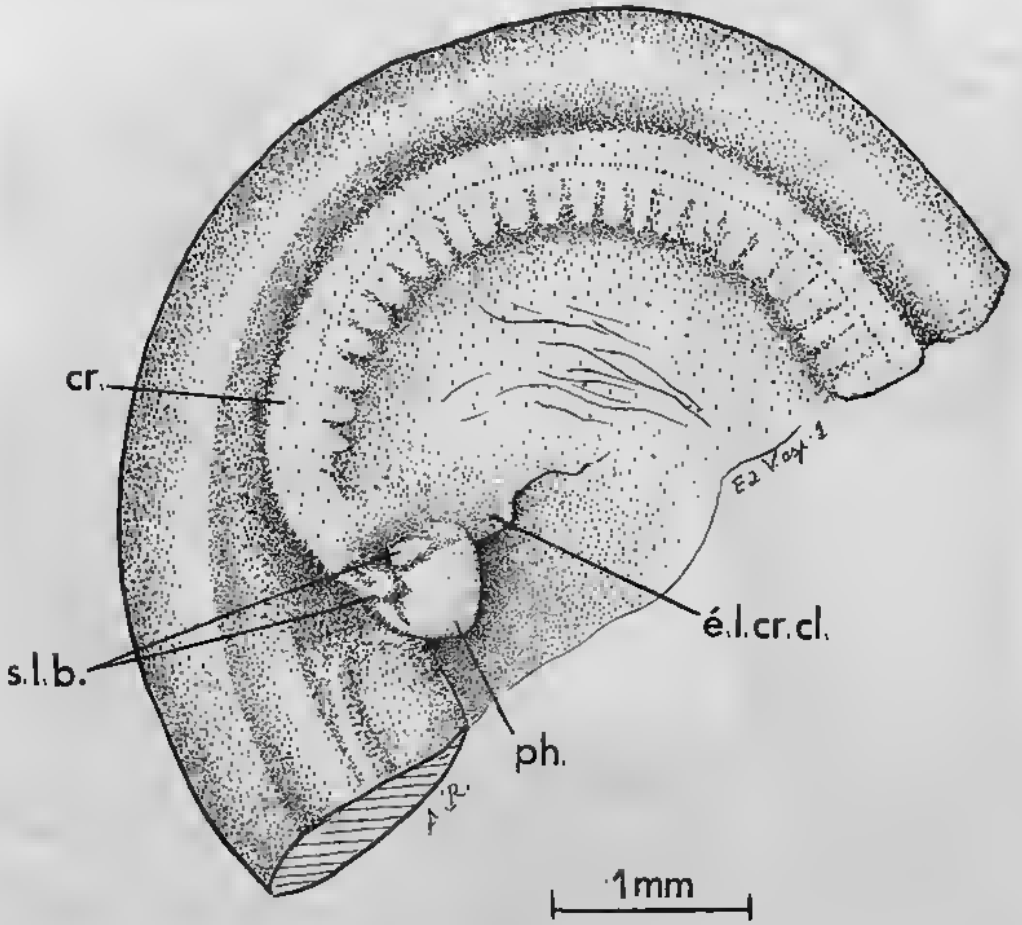


Figure 12 : Vue du côté latéral droit de la région postérieure du tronc d'un jeune embryon de *Vipera aspis* pesant (après fixation au Bouin), 180,5 mg (embryon dont la partie postérieure du corps était enroulée en trois tours de spires hélicoïdales ; œil pigmenté, narine formée) ; le phallus (ph.) atteint 0,5 mm de longueur ; sa pointe est dirigée caudalement ; à sa base, du côté latéral, existent deux petites saillies (s.l.b.) et la partie postérieure courbée, de ce qu'il reste de la crête de Wolff (cr.) se termine à hauteur de ces saillies ; la lèvre craniale du cloaque (é.l.cr.cl.) s'ébauche (Gr. = 25).

Source : MNHN, Paris

spermatique bien formé et diverses différenciations dermiques et épiblastiques (saillies apicales, invaginations épiblastiques, condensations dermiques, etc.) (fig. 11 *a* du texte). L'ébauche glandulaire (glande de Retzius ou « sac anal ») issue du bord latéral de la base de chaque phallus a pris une forme cylindrique et sa partie distale dilatée est disposée longitudinalement à côté de la glande correspondante, et toutes deux s'enfoncent dans les tissus situés en arrière du cloaque. Au cours du dernier tiers du développement dans l'œuf, les phallus des embryons de sexe mâle ont pris une forme bilobée et leur surface présente une ornementation très riche en petites papilles (fig. 11, *c* et *d* du texte).

Les phallus des embryons femelles commencent à régresser au stade d'environ 250 mg ; ils ont alors atteint une longueur de 0,7 à 0,8 mm et une organisation générale semblable à celle du phallus des embryons mâles du même âge ; l'examen histologique montre que les cellules mésodermiques du phallus des embryons femelles présentent, à partir de ce stade, des pycnoses ; celles-ci sont particulièrement nombreuses dans le faisceau cellulaire axial, ébauche du muscle rétracteur, et dans la partie distale du phallus. Ce processus de destruction s'accentue ensuite et, chez les fœtus femelles pesant 300 mg, la plus grande partie de l'ébauche du muscle rétracteur est nécrosée et une grande partie des cellules de l'extrémité distale du phallus a dégénéré (il est à noter que l'on observe un petit nombre de pycnoses dans les tissus homologues du phallus de l'embryon mâle). Chez l'embryon femelle de 10 cm de longueur totale (pesant de 700 à 800 mg), les phallus sont réduits à de petits vestiges situés sur les côtés latéraux du cloaque (fig. 11 *b* du texte).

Ajoutons que chez les embryons de *Vipera aspis* de 8 mm de longueur totale (partie postérieure du corps non déroulée, dont l'œil est légèrement pigmenté et le creux olfactif en forme de cupule encore largement ouverte), nous avons observé la formation d'un épaississement de la somatopleure dans la région postérieure de la crête de Wolff, semblable à celui qui se constitue chez la Couleuvre ; c'est de la partie postérieure de ce renflement que naît l'ébauche phallique qui, à des stades précoces de son développement, présente (fig. 12 du texte) une disposition et une morphologie voisines de celles du phallus de la Couleuvre.

VI. — LE DÉVELOPPEMENT DE L'ÉBAUCHE PHALLIQUE CHEZ L'EMBRYON DE TORTUE MAURESQUE

(Testudo iberica Schr. ou *Testudo graeca L.)*

L'examen externe de la région cloacale d'un embryon de 18 jours, possédant 30 paires de somites montre que de part et d'autre d'une petite crête médio-ventrale, à la partie caudale de laquelle on aperçoit par transparence la lumière de l'urodaeum, la paroi du corps est épaissie et légèrement renflée. Cet épaississement est dû à l'accumulation, sous l'épiblaste, de trois à quatre assises de cellules basophiles proliférées par l'épithélium coelomique sous-jacent (photographies a et b, planche XII) ; la plus grande partie de ces cellules semble provenir du mésoderme somatopleural ; les plus médianes (légèrement moins basophiles, venant au contact des bords latéro-ventraux de la chambre cloacale) paraissent, cependant, issues d'une prolifération de l'épithélium qui borde médianement et ventralement la cavité coelomique. La crête médiane longe le bord ventral de la partie craniale de l'urodaeum et est constituée, là, par du mésenchyme lâche (photographie a, planche XII) ; elle s'élargit caudalement à hauteur de la membrane cloacale. Chez les embryons de 18-19 jours, possédant de 30 à 40 paires de somites, les ébauches des membres postérieurs s'individualisent dans la partie dorsale des renflements latéraux de la région cloacale : le champ cloacal se trouve ainsi bien délimité latéralement entre la base de ces ébauches ; il apparaît alors (photographies c et d, planche XII) comme

Source : MNHN, Paris

un épaississement de la paroi du corps constitué par du mésenchyme lâche et par des cellules qui, latéralement, sont serrées les unes contre les autres, sous l'épiblaste, en deux ou trois assises de même caractère basophile que les cellules accumulées sous l'épiblaste des ébauches des membres postérieurs ; médianement, ces cellules sont moins serrées, moins basophiles et semblent migrer vers la ligne médiane (*). Les cellules basophiles ont été proliférées au stade précédent par la somatopleure (photographies a et b, planche XII), la plus grande partie d'entre elles est entrée dans la constitution des ébauches des membres postérieurs, mais une petite partie, ventrale, est restée sur les bords latéraux du champ cloacal ; l'extension, du côté médian, de ce matériel basophile, est difficile à préciser : à certains endroits, il semble se rapprocher très près de la crête mésenchymateuse médiane, à d'autres, il en paraît plus éloigné et prolongé médianement par une plus grande quantité de matériel moins basophile. D'où provient ce dernier matériel ? Il est possible qu'une partie provienne d'une division des cellules basophiles qui, en migrant vers la crête médiane, ont perdu leur basophilie accentuée, mais il semble qu'il soit issu, principalement, d'une prolifération de l'épithélium coelomique qui entoure, sur les côtés, la tige de l'allantoïde (bord ventro-médian de la cavité coelomique).

L'ébauche phallique apparaît chez des embryons possédant une quarantaine de paires de somites, âgés d'une vingtaine de jours et dont la partie externe de l'allantoïde a pris la forme d'un sac sphérique mesurant 3 à 5 mm de diamètre. Chez ces embryons, le champ cloacal présente la morphologie représentée sur les figures 13 *a* et 13 *b* du texte : en avant de la membrane cloacale, au travers de laquelle la lumière de l'urodaeum apparaît comme une ligne sombre [é.s.ur. : ébauche du sillon urodaeal], la paroi du corps s'épaissit suivant une bande transversale recourbée en direction latéro-caudale ; dans la région médio-ventrale de cette bande se soulève un monticule, le monticule cloacal (**) ; deux parties plus claires, situées de part et d'autre de la partie craniale de l'ébauche du sillon urodacal, se distinguent en arrière de ce monticule : ce sont des amas cellulaires pairs [a.c.p.] vus par transparence au travers de l'épiblaste ; l'espace situé entre ces amas et la queue apparaît comme légèrement déprimé [a.l. : aires latérales] ; les bords latéraux du champ cloacal, également clairs, représentent les ébauches, paires, de la lèvre du cloaque [é.l.cl.]. Les photographies e et f, planche XII représentent des coupes transversales, légèrement obliques, passant par le monticule cloacal (photographie e, planche XII) et par un des amas pairs (photographie f, planche XII) du champ cloacal d'un embryon du même stade que celui représenté sur les figures 13 *a* et 13 *b* du texte ; on voit que ces deux parties du champ cloacal présentent une structure mésenchymateuse mais que la densité des cellules est plus élevée dans la deuxième que dans la première ; comme au stade précédent (comparer avec la photographie c), des cellules basophiles sont accumulées sous l'épiblaste des bords latéraux (principalement au niveau des ébauches de la lèvre du cloaque) du champ cloacal ; l'étude histologique nous montre, en outre, que les parties légèrement déprimées (aires latérales du champ cloacal) sont constituées par un mésenchyme lâche.

A partir de quel matériel le soulèvement du monticule cloacal s'est-il effectué ? Bien que les mitoses y soient moins nombreuses qu'au stade précédent, on note que l'épithélium coelomique, situé de part et d'autre du pédicule de l'allantoïde et de l'urodaeum, continue à proliférer des cellules qui se dirigent vers le bord médio-ventral de l'embryon ; de plus, dans les cellules qui, médio-ventralement, prolongent les rangées de cellules basophiles accumulées sous l'épiblaste des bords du champ cloacal (et qui ont été également proliférées par la même partie de l'épithélium coelomique), on observe d'assez nombreuses mitoses : les cellules nouvellement formées semblent migrer vers la partie médiane du champ cloacal. L'accumulation de toutes ces cellules (qui peuvent comprendre des cel-

(*) A l'examen externe, cet épaississement de la paroi ventrale du corps apparaît comme deux renflements situés de part et d'autre de la crête médiane, renflements que l'un de nous a appelé « bourrelets latéro-obliques » (PIEAU C., 1967).

(**) Dans une note préliminaire, l'un de nous a appelé ce monticule « tubercule génital » (PIEAU C., 1967) ; le terme « tubercule génital » étant, pour la majorité des auteurs, synonyme d'ébauche phallique, nous lui préférons celui de « monticule cloacal », car ce monticule ne représente qu'une partie de l'ébauche phallique de la Tortue (PIEAU C., 1968).

Source : MNHN, Paris

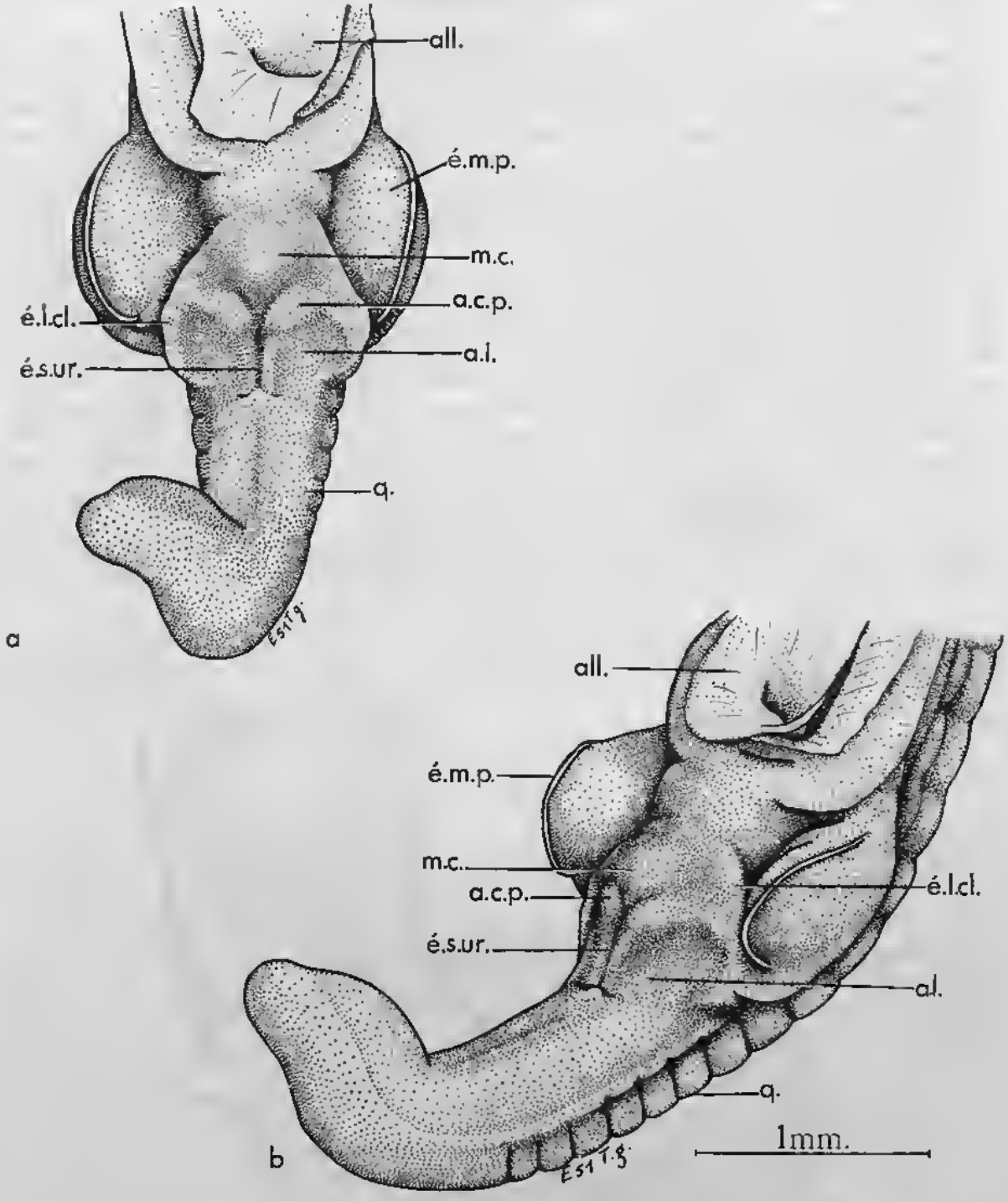


Figure 13 : Vues ventrale (*a*) et latéro-ventrale (*b*) du champ cloacal d'un embryon de Tortue mauresque mesurant 9 mm de longueur et possédant 40 paires de somites. En avant de la membrane cloacale, au travers de laquelle la lumière de l'urodaeum apparaît comme une ligne sombre (é.s.ur. : ébauche du sillon urodaeal), le champ cloacal est soulevé en un monticule, le monticule cloacal (m.c.) ; en arrière de ce monticule, de part et d'autre de la membrane cloacale, on distingue par transparence deux amas cellulaires (a.c.p. : amas cellulaires pairs) et deux aires plus sombres, légèrement déprimées, constitnées par un matériel moins dense (a.l. : aires latérales) ; les bords latéraux du champ cloacal, clairs, représentent les ébauches de la lèvre du cloaque (é.l.cl.) (all. : allantoïde ; é.m.p. : ébauche du membre postérieur ; q. : queue) (Gr. = 35,6).

Source : MNHN, Paris

lules provenant de la division du matériel basophile des hords du champ cloacal) provoque le soulèvement du monticule cloacal.

Aux stades suivants, chez des embryons âgés de 20 à 23 jours, possédant de 41 à 45 paires de somites et pesant de 40 à 50 mg, le monticule cloacal et les amas cellulaires pairs deviennent progressivement plus saillants, tandis que les parties latéro-caudales du champ cloacal apparaissent toujours comme des aires légèrement déprimées (fig. 14, 15 *a* et 15 *b* du texte et photographies a, b et c, planche XIII) ; latéralement, les éhanches de la lèvre du cloaque s'individualisent et forment des hourrelets de plus en plus distincts. Sur les coupes histologiques. on observe une nouvelle prolifération importante de l'épithélium qui borde ventralement la partie caudale, devenue étroite, de la cavité coelomique (photographies a et c, planche XIII) : ces cellules forment deux amas denses, un de chaque côté, qui tranchent sur le fond épars, mésenchymateux du monticule cloacal et des amas cellulaires pairs ; ils sont sitnés sous l'épiblaste des parties latérales de ces territoires et à leur contact, l'épiblaste s'est légèrement déprimé (photographie h, planche XIII). Au stade de 80 mg, chez des embryons de 25 jours, les cellules, nouvellement proliférées par la somatopleure, se sont groupées en deux amas situés de part et d'autre de l'urodaeum et unis entre eux par nn pont cellulaire (photographie e, planche XIII) ; la prolifération de l'épithélium coelomique se poursuit caudalement, au niveau des aires latérales du champ cloacal (photographie f, planche XIII), aires qui, progressivement, vont devenir plus denses, se gon8er et s'intégrer aux autres territoires (monticule cloacal et amas cellulaires pairs) du champ cloacal. Ainsi se constitue peu à peu un organe unique composé par ces trois territoires : « monticule cloacal », « amas cellulaires pairs », « aires latérales » que nous avons distingués dans le champ cloacal de l'embryon de 40 somites. Cet organe est l'ébauche phallique ; il s'est donc soulevé à partir de la quasi-totalité du champ cloacal dont les hords latéraux

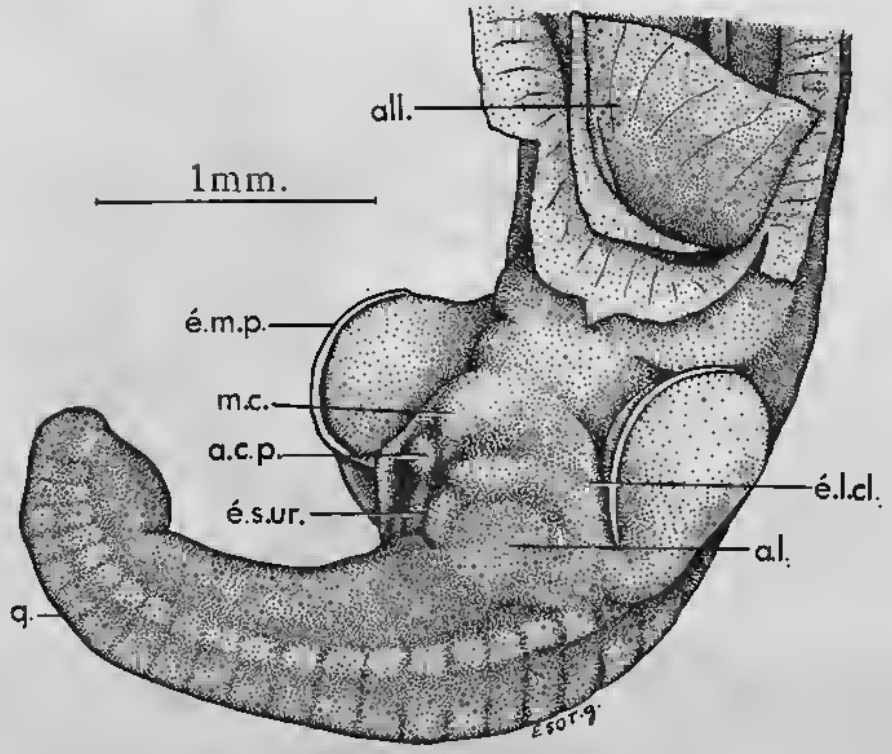


Figure 14 : Vue latéro-ventrale du champ cloacal d'un embryon un peu plus développé que celui représenté sur la figure 13. Le monticule cloacal devient saillant (mêmes abréviations que pour la figure 13) (Gr. = 35,6).

Source : MNHN, Paris

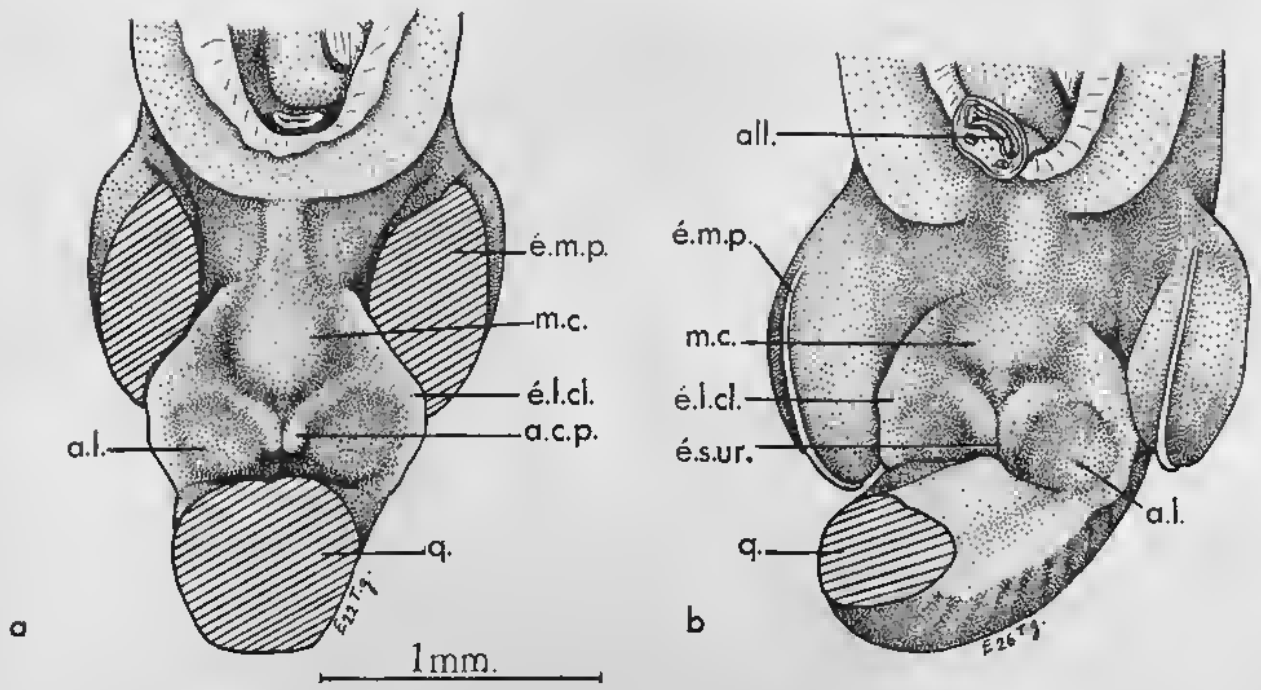


Figure 15 : Vues ventrale (*a*) et caudale (*b*) du champ cloacal d'embryons de Tortue mauresque mesurant 9 mm de longueur et possédant respectivement 44 paires (15 *a*) et 41 paires de somites (15 *b*). Le monticule cloacal forme une saillie de plus en plus importante et, avec les territoires situés de part et d'autre de l'ébauche du sillon urodaeal (aires latérales et amas cellulaires pairs), se distingue de plus en plus nettement des ébauches de la lèvre du cloaque (é.l.cl.) Gr. = 35,6).

constituent les ébauches de la lèvre du cloaque ; sur sa face ventrale, est appliqué l'urodaeum qui, après résorption de la membrane cloacale, formera un sillon, le « sillon urodaeal » ou « sillon séminal ».

Cette résorption de la membrane cloacale débute, chez l'embryon de 80 mg, dans la partie craniale de l'ébauche phallique, à un niveau où la cavité urodaeale est large et peu profonde (photographie d, planche XIII). Aux stades de 120-140 mg, chez des embryons possédant une ébauche de carapace de 6 à 7 mm de longueur (fig. 16 du texte et photographies a, b et c, planche XIV), la membrane cloacale s'est résorbée sur toute sa longueur et laisse apparaître nettement le sillon urodaeal sur la face ventrale de l'ébauche phallique ; dans sa partie distale, ce sillon est élargi et peu profond (comparer la photographie a, planche XIV à la photographie d, planche XIII) : il forme une aire déprimée, de forme triangulaire, au milieu de laquelle on distingue une saillie ; cette dépression est tapissée par l'épithélium du sillon urodaeal [l.ur. : lame urodaeale] (fig. 16 du texte) et la saillie médiane, constituée par du mésenchyme, divise le sillon urodaeal en deux parties (photographies a et b, planche XIV). A l'endroit où se produit cette bifurcation du sillon urodaeal, les parties latérales de l'ébauche phallique, qui forment deux bourrelets longitudinaux partiellement recouverts par l'épithélium urodaeal reployé à l'extérieur, commencent à se développer en deux lobes [lo.] (fig. 16 du texte et photographie b, planche XIV). Autour de l'ébauche phallique, l'ébauche de la lèvre du cloaque forme maintenant un rempart presque continu qui, déjà, recouvre caudalement une partie de l'ébauche phallique ; ce rempart est constitué par du mésenchyme lâche au sein duquel se différencie, dans chacune de ses parties latérales, un muscle.

Source : MNHN, Paris

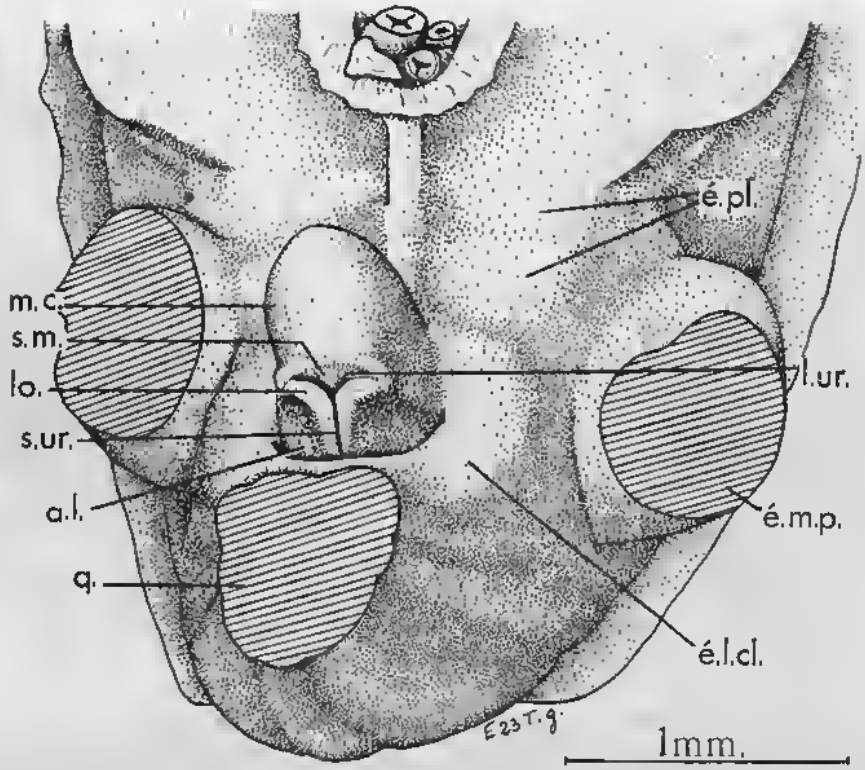


Figure 16 : Champ cloacal d'un embryon de Tortue mauresque pesant 130 mg et dont l'ébauche du bouclier de la carapace mesure 6 mm de longueur. L'ébauche phallique s'est constituée à partir de la quasi-totalité du champ cloacal : monticule cloacal (m.c.) et territoires situés de part et d'autre de la membrane cloacale ; cette membrane s'est résorbée et sur la face ventrale de l'ébauche phallique existe maintenant un sillon tapissé par l'épithélium urodaeal (s.ur. : sillon urodaeal) ; cranialement, ce sillon est large, peu profond (là, l'épithélium urodaeal apparaît extérieurement sous la forme d'une lame triangulaire, l.ur. : lame urodaeale) et bifurqué ; à l'endroit de cette bifurcation, qui est due à la formation d'une petite saillie médiane de mésenchyme (s.m.), prennent naissance deux lobes (lo.) à partir des bords du sillon urodaeal. L'ébauche de la lèvre du cloaque (é.l.cl.) forme maintenant un bourrelet annulaire autour de l'ébauche phallique (é.pl. : ébauches des plaques du plastron) (Gr. = 35,6).

Dans les tissus de l'ébauche phallique commencent à se différencier plusieurs régions qui sont : dans le monticule cloacal, un tissu mésenchymateux lâche, avec des vaisseaux sanguins, tissu entouré par des cellules basophiles accumulées sous l'épiblaste ; autour du sillon séminal et sur les bords du phallus, une faible épaisseur d'un tissu relativement lâche ; latéro-dorsalement à ce sillon, deux amas de cellules très serrées, unis par un pont de cellules identiques : ce sont les ébauches des « corps fibreux » du pénis qui se constituent à partir du matériel proliféré par la somatopleure, depuis le stade de 40-50 mg ; au milieu des parties latérales de l'ébauche phallique, sous les ébauches des corps fibreux, un tissu plus lâche au sein duquel apparaissent de larges espaces sanguins qui confèrent à ce tissu une structure caverneuse (*). Ces différenciations, assez nettes au niveau de la partie caudale du sillon séminal (photographie c. planche XIV), le sont beaucoup moins, à ce stade, dans sa partie

(*) Remarquons là que ce corps fibreux et ce tissu caverneux vont, en arrière de l'ébauche pénienne, s'étendre le long d'une partie de la gouttière urogénitale de l'urodaeum.

Source : MNHN, Paris

craniale (photographie a, planche XIV). Elles vont s'accentuer au cours du développement ultérieur de l'ébauche phallique, développement que nous illustrons par les figures 17, 18 et 19 du texte pour la morphologie externe de l'ébauche et par les photographies d à h, planche XIV, pour sa structure. Extérieurement, on voit que l'ébauche de la lèvre du cloaque forme bientôt un bourrelet circulaire continu autour de l'ébauche phallique (fig. 17 du texte, relative à un embryon pesant 360 mg, dont la carapace mesure 11 mm de longueur) ; en se développant, ce bourrelet entoure bientôt une grande partie de l'ébauche phallique (fig. 18 du texte, relative à un embryon pesant 1,875 g dont la carapace mesure 18 mm de longueur), puis, la recouvre entièrement (fig. 19 du texte, embryon pesant 4,893 g dont la carapace mesure 23 mm de longueur) ; sur la face ventrale de l'ébauche phallique, l'aire triangulaire où se situe la lame urodaeale s'élargit et les lobes qui s'ébauchaient aux stades de 120-140 mg s'allongent puis se recourbent latéralement ; de plus, un bourrelet du phallus, en forme de fer à cheval, se développe progressivement autour de cette région constituée par la lame urodaeale et par les lobes.

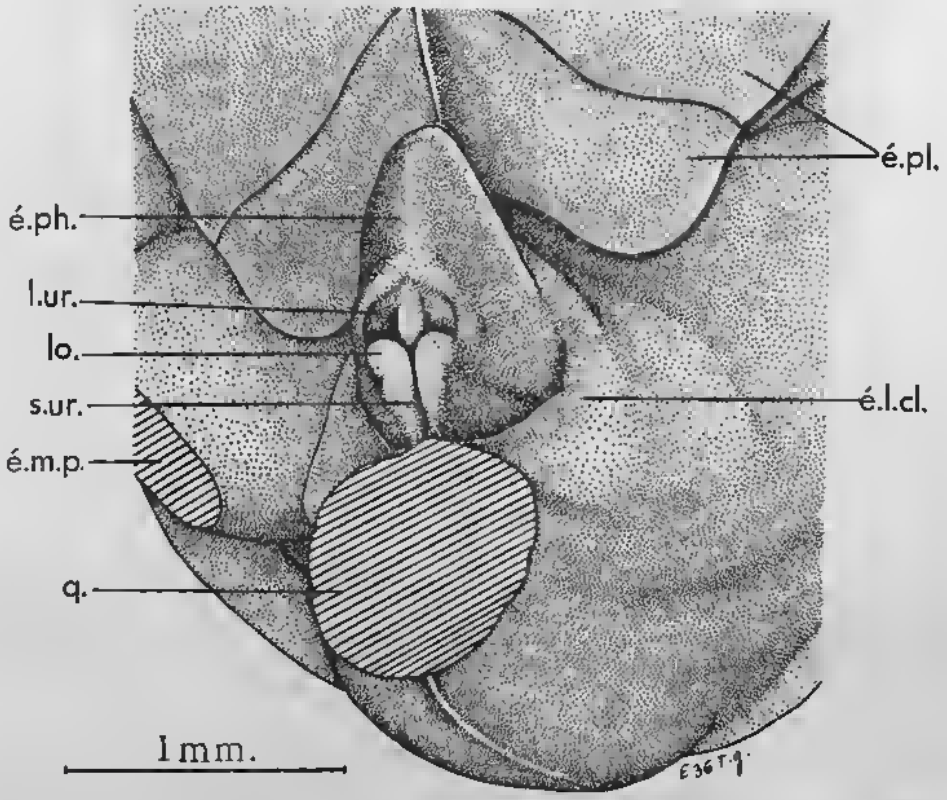


Figure 17 : Vue ventro-caudale de l'ébauche phallique (é.ph.) chez un embryon de Tortue mauresque pesant 360 mg et dont le bouclier de la carapace mesure 11 mm de longueur. L'ébauche phallique a pris une forme conique ; un bourrelet s'ébauche autour de la lame urodaeale (l.ur.) qui s'est élargie et des lobes (lo.) qui se développent à l'endroit de la bifurcation du sillon urodaeal (s.ur.). L'ébauche de la lèvre du cloaque (é.l.cl.) entoure partiellement la base du phallus (Gr. = 35,6).

Sur les coupes histologiques, on voit se différencier, en plus des muscles de la lèvre du cloaque, deux faisceaux musculaires qui s'insèrent sur les ébauches des corps fibreux dans la partie moyenne de l'ébauche pénienne (photographie d, planche XIV) ; la différenciation des corps fibreux et du tissu caverneux se poursuit : les corps fibreux qui, au niveau de la gouttière urogénitale de l'urodaeum, forment deux masses distinctes sont, dans la partie caudale et moyenne du pénis, unis par un pont

Source : MNHN, Paris

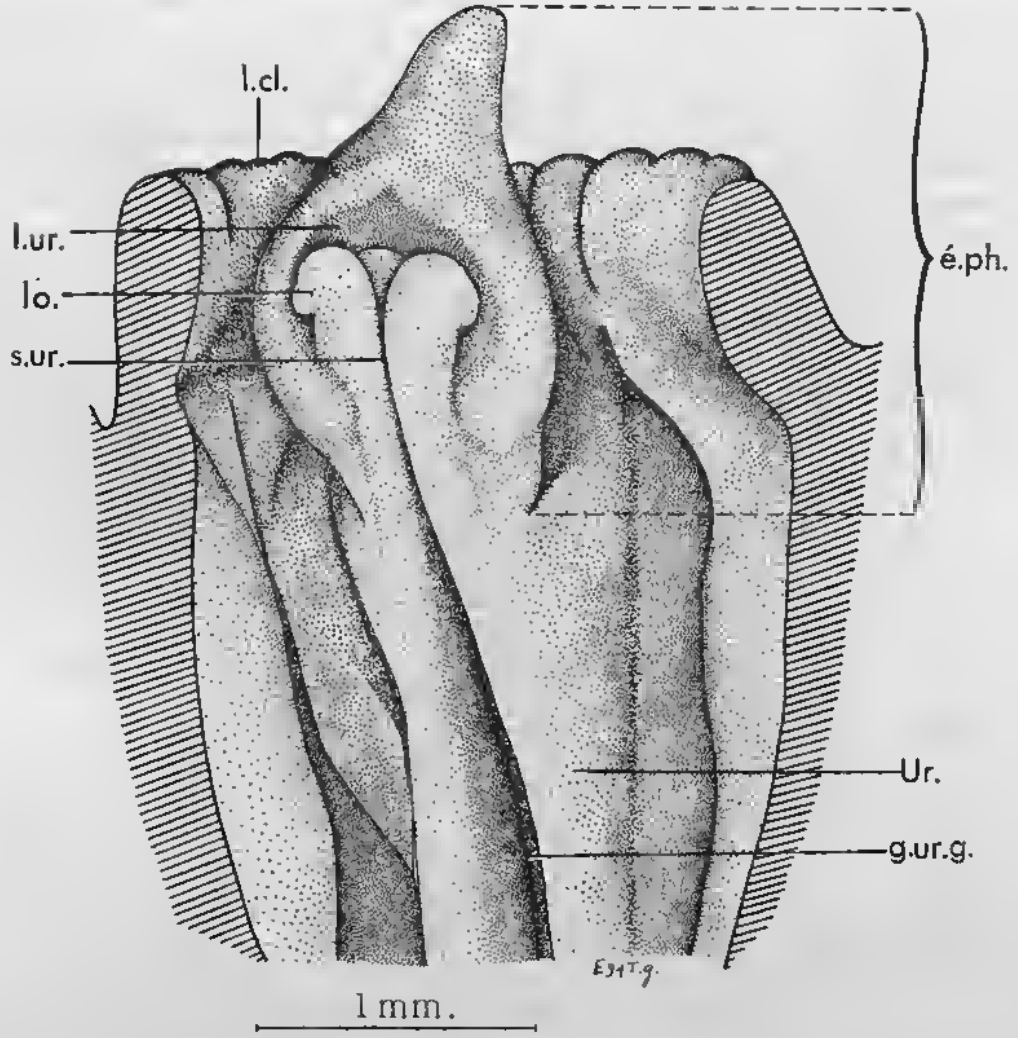


Figure 18 : Ébauche phallique (é.ph.) d'un embryon de Tortue mauresque pesant 1,875 g et dont le bouclier de la carapace mesure 18 mm de longueur. Pour mettre en évidence l'ébauche phallique qui était presque entièrement recouverte par la lèvre du cloaque (l.cl.), nous avons fendu médio-dorsalement l'urodaeum (Ur.) et la queue, puis écarté les lèvres de la fente. Noter que les lobes (lo.) se sont allongés et recourbés latéralement et que le bourrelet qui s'ébauchait au stade de 360 mg (fig. 17) s'est développé autour de ces lobes et de la lame urodaeale (l.ur.) (Gr. = 35,6).

cellulaire de même nature (photographies d et h, planche XIV) et forment dans sa partie antérieure (région des lobes et de la lame urodaeale, photographies e, f, g, planche XIV), une plaque fibreuse unique qui se termine en pointe dans l'extrémité libre du pénis ; le tissu caverneux longe ventralement les corps fibreux ; comme eux, il débute au niveau de la gouttière urogénitale puis, borde de chaque côté le sillon séminal du pénis (photographies d, b, planche XIV), il pénètre dans chaque lobe (photographie g, planche XIV) et forme une masse unique dans la pointe du pénis (photographie e, planche XIV) (*).

(*) Ce corps fibreux et ce tissu caverneux, caractéristiques du pénis des Chéloniens, ont été décrits chez les jeunes et chez les adultes, par de nombreux auteurs (Bojanus L. H., 1819 ; Treviranus, 1827 ; Müller J., 1838 ; Rathke H., 1848 ; Schneider J., 1873 ; Gadow H., 1887 ; Hoffmann C. K., 1890 ; Von Möller F., 1899 ; Gegenbaur C., 1901 ; Schmidtgen O., 1907 ; Stefan Y., 1963).

Source : MNHN, Paris

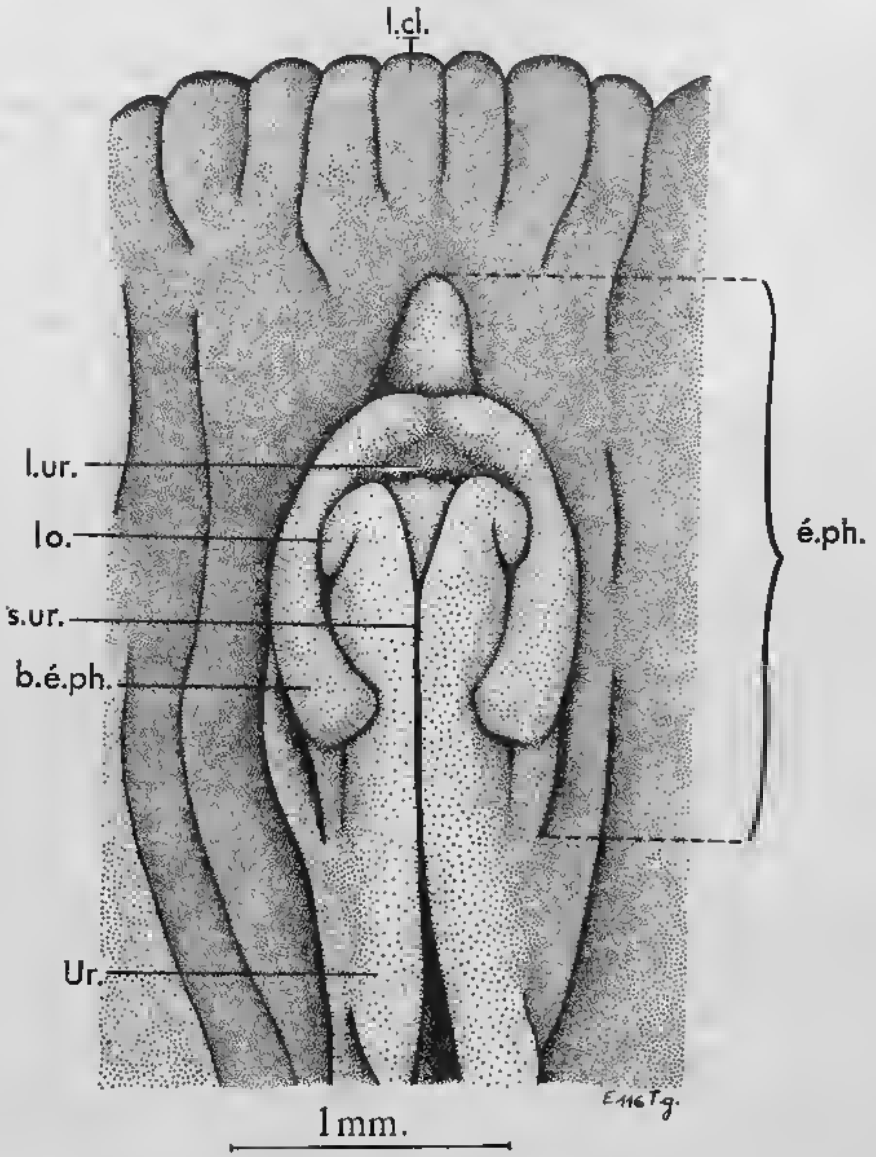


Figure 19 : Ébauche phallique (é.ph.) d'un embryon de Tortue mauresque pesant 4,893 g et dont le bouclier de la carapace mesure 23 mm. L'ébauche phallique était entièrement recouverte par la lèvre du cloaque (l.cl.), nous l'avons mise en évidence de la même façon que chez l'embryon de 1,875 g (fig. 18). Noter le développement du bourrelet (b.é.ph.) de l'ébauche phallique qui forme un repli à la base des lobes (lo.) (Gr. = 35,6).

VII. — DISCUSSION

Cette étude d'embryologie descriptive a permis de mettre en évidence un certain nombre de faits ; ceux-ci conduisent à élaborer des interprétations et à établir des homologies entre les ébauches des organes copulateurs des divers ordres de Reptiles.

A) Chez les embryons d'Orvet *(Anguis fragilis L.)* et de diverses espèces du genre *Lacerta,* les ébauches phalliques prennent naissance sous forme de deux petits soulèvements de la paroi ventrale

Source : MNHN, Paris

du corps, dans la région cloacale, de part et d'autre de la membrane cloacale ; ces saillies sont formées d'un amas de cellules mésodermiques, recouvert par l'épiblaste ; l'examen microscopique montre que dans ces ébauches, il existe quelques assises de cellules sous-épiblastiques qui proviennent d'une prolifération du feuillet mésodermique somatopleural et présentent les mêmes caractères histologiques que les cellules qui constituent l'ébauche du membre postérieur et sont en continuité avec elles.

L'ébauche de la lèvre craniale du cloaque se forme également à partir d'une zone transversale de la paroi ventrale du corps, dans la région cloacale, un peu en avant des ébauches phalliques ; ce segment transversal de la paroi ventrale s'épaissit, se renfle de part et d'autre du plan sagittal médian en formant deux protubérances ; celles-ci restent toujours unies dans le plan médian et, plus tard, l'ensemble de ce segment est soulevé en totalité, en un bourrelet transversal impair.

Les ébauches de la lèvre caudale du cloaque prennent naissance après les deux précédentes, sous forme de deux petites surélévations, de part et d'autre de la base de la queue ; elles ne tardent pas à se réunir en une formation impaire.

Un des premiers problèmes posés par cette étude réside en la possibilité ou en la non-possibilité de distinguer, aux stades précoces du développement, les ébauches phalliques, de l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque : appartiennent-elles à une même formation, à partir de laquelle, elles s'individualiseraient progressivement ou constituent-elles, dès l'origine, des formations distinctes ; toutes deux dérivent de la paroi ventrale du corps, dans la région cloacale et à certains stades du développement (photographie a, planche II), le bord antérieur et les bords latéraux du champ cloacal sont soulevés en un rempart continu, en forme de fer à cheval, unissant l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque, les ébauches phalliques et l'ébauche du membre postérieur. C'est sans doute une telle configuration qui a conduit aux interprétations qui font des ébauches phalliques, une partie de l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque. C'est ainsi que FLEISCHMANN (1902) (et son collaborateur UNTERHÖSSEL) admettent que les ébauches phalliques des Reptiles plagiotrèmes dérivent des bords latéraux de la lèvre orale (craniale) du cloaque. DUFAURE J.-P. (1966), chez l'embryon de *Lacerta vivipara* et DUFAURE J.-P. et CHEVALIER M. (1968), chez l'embryon de *Chamaeleo bitaeniatus*, décrivent l'apparition de deux bourrelets *longitudinaux* (ou de deux crêtes longitudinales) placés précocement, de part et d'autre de la membrane cloacale ; aux dépens de chacun de ces bourrelets se différencieraient une moitié de la lèvre craniale du cloaque et l'hémi-pénis correspondant.

Nous pensons, néanmoins, que dès leur première apparition, ébauches phalliques et ébauche de la lèvre craniale du cloaque sont distinctes ; ceci pour les raisons suivantes :

a) Le soulèvement des ébauches phalliques n'est pas lié à celui de la lèvre craniale du cloaque ; si la première saillie de ces deux ébauches est à peu près simultanée chez l'Orvet, par contre, chez les Lézards et la Couleuvre, les ébauches phalliques commencent à se soulever avant que l'ébauche de la lèvre craniale n'ait commencé à devenir saillante.

b) Même quand le soulèvement des deux ébauches s'effectue simultanément, le renflement de l'ébauche phallique est, à l'origine, séparé de celui de la moitié correspondante de la lèvre craniale du cloaque par un méplat ou un petit sillon (*) ; ces renflements naissant toutefois très près l'un de l'autre ont leur base en continuité et bientôt, à mesure que le développement progresse, ils se trouvent unis par leurs bords latéraux ; c'est ainsi que se constitue le rempart, en forme de fer à cheval, qui délimite une partie interne, le proctodaeum ; et quand les ébauches de la lèvre caudale du cloaque sont soulevées, les ébauches phalliques sont insérées entre les bords latéraux de la lèvre craniale et de la lèvre caudale du cloaque.

c) D'autre part, la constitution de ces ébauches diffère : la lèvre craniale du cloaque est, en majeure partie, formée d'un tissu mésenchymateux lâche ; ce n'est que sur ses bords latéraux que l'on

(*) Et parfois, très tôt, au stade du renflement cloacal latéral, le territoire dans lequel se formera plus tard la lèvre craniale apparaît en avant du renflement latéral (fig. 4 b du texte).

Source : MNHN, Paris

observe quelques cellules basophiles ; dans les ébauches phalliques, au contraire, plusieurs assises de cellules basophiles (en continuité, sur le bord latéral du phallus, avec celles de l'ébauche du membre postérieur) sont disposées sous l'épiblaste.

d) Enfin, chez les jeunes embryons de Lézard vert traités par une hormone œstrogène (Raynaud A., 1965, 1967 ; Raynaud A. et Raynaud J., 1965), on constate que les petits bourrelets [r.é.ph.] représentant les ébauches phalliques arrêtées dans leur développement sont séparés des deux renflements, eux-mêmes légèrement réduits, représentant l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque (fig. 20 du texte).

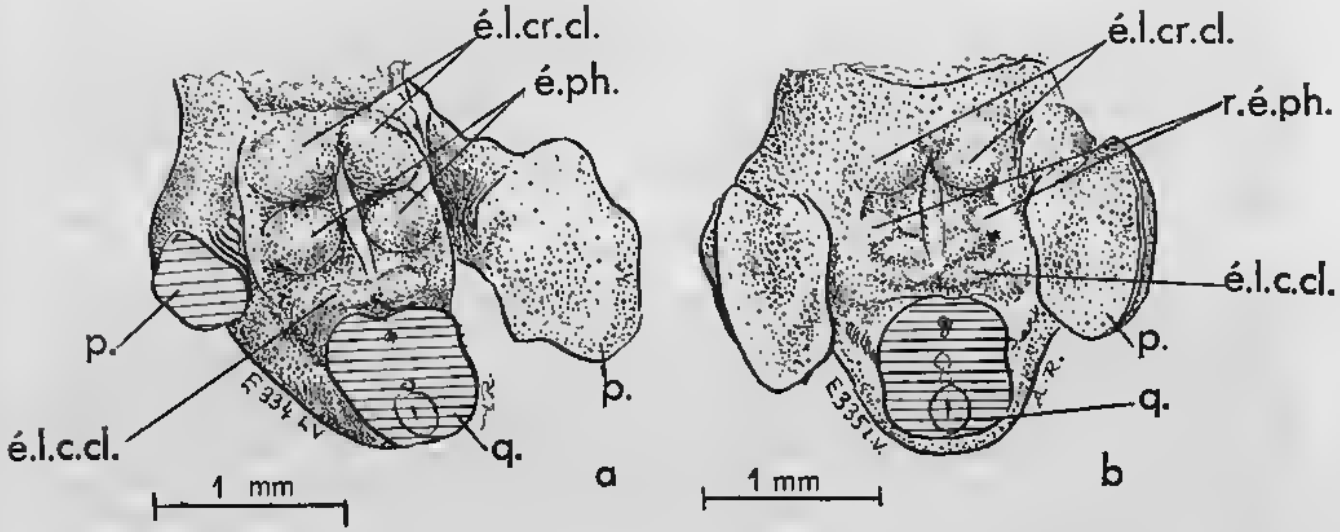


Figure 20 : Dessins, à la chambre claire, de la région cloacale de deux embryons de *Lacerta viridis* âgés de vingt et un jours, appartenant à la même ponte. *a :* embryon mâle témoin, ayant reçu, au stade de sept jours, une injection d'huile d'arachide ; *b :* embryon femelle traité, au stade de sept jours, par 20µg de benzoate d'œstradiol en solution dans l'huile d'arachide ; noter l'état rudimentaire des ébauches phalliques (r.é.ph.) de cet embryon et leur position latérale (é.l.cr.cl. : ébauches de la lèvre craniale du cloaque ; é.l.c.cl. : ébauches de la lèvre caudale du cloaque ; p. : patte postérieure ; q. : base de la queue [sectionnée]) (Gr. = 23).
(Ici, l'embryon traité, dont le cloaque a été dessiné, était de sexe femelle, mais chez plusieurs embryons mâles de la même ponte, traités [dans les mêmes conditions] par l'œstradiol, le champ cloacal présentait exactement la même configuration.)

Ces diverses constatations plaident en faveur de la distinction, à l'origine, de l'ébauche phallique et de l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque.

B) L'étnde embryologique a montré que chez les embryons de *Tropidonotus tessellata* pesant de 30 à 50 mg, un épaississement de la pariétopleure se forme sur les côtés latéraux de la région tronçale postérieure ; cet épaississement est dû, en partie, à la prolifération des cellules du feuillet mésodermique somatopleural qui viennent s'adjoindre à des cellules mésenchymateuses venues de la région dorsale ; cette prolifération mésodermique somatopleurale est moins intense chez l'embryon de Couleuvre que chez l'embryon d'Orvet on de Lézard (comparer les photographies h, c, d de la planche VIII anx photographies h et c de la planche III) ; dans l'épaississement pariétopleural ainsi formé, chez l'emhryon de Couleuvre, les cellules sont moins denses, plns polymorphes, que dans l'épaississement pariétopleural correspondant de l'embryon d'Orvet ; dès leur origine, ces deux épaississe-

Source : MNHN, Paris

ments offrent un aspect histologique différent. Chez les embryons de Coulenvre, pesant de 80 à 100 mg, l'épaississement pariétopleural s'est étendu et il forme un renflement latéral, visible extérieurement, de chaque côté de la région cloacale ; à ces stades, deux somites pénètrent dans la partie dorsale de ce renflement et essaiment des cellules dans cette pointe ; l'un pénètre dans la partie supérieure, l'autre dans la partie postérieure du renflement.

Il se constitue donc, chez le jeune embryon de Couleuvre tessellée, de chaque côté de la région cloacale, un renflement latéral qui, par son mode de formation, sa position, ses relations avec les somites, est comparable au renflement latéral qui se forme, au même emplacement, chez l'embryon d'Orvet (comparer les photographies a et b des planches III et VIII) ; ces deux renflements diffèrent, cependant, par la morphologie des cellules qui les constituent.

Chez le jeune embryon d'Orvet, de la partie dorso-latérale de chaque renflement cloacal latéral, va naître l'ébauche du membre postérieur, tandis que des cellules appartenant au bord médian de chaque renflement vont s'intégrer à l'ébauche phallique qui va se soulever près du bord médian de l'ébauche du membre postérieur. Chez l'embryon de Couleuvre tessellée, c'est de la région postérieure du renflement latéral que naît l'ébauche phallique ; cette ébauche se forme donc à un emplacement différent (plus latéral et plus postérieur) de celui d'où prend naissance chez l'embryon d'Orvet, l'ébauche phallique.

D'autre part, la base dorsale de l'ébauche phallique de la Couleuvre tessellée est au contact du bord ventral des somites et c'est dans cette base que pénètrent les cellules essaimées par les somites (photographies c et d de la planche X) ; l'examen histologique suggère donc que, dans l'ébauche phallique de la Couleuvre, s'incorporent des constituants cellulaires (cellules provenant du mésoderme somatopleural et cellules essaimées par un somite) dont les homologues, chez l'embryon d'Orvet, participent à la constitution de l'ébauche du membre postérieur ; ces constituants participent-ils, chez la Couleuvre, à l'édification du phallus complètement développé ? Il est difficile de répondre, avec certitude, à cette question ; dans ces phallus qui, par leur position, leur rattachement à la paroi latérale du corps, évoquent, au cours de leur premier développement, la silhouette d'appendices rappelant des ébauches de membres postérieurs (fig. 8 à 10 du texte), l'examen histologique montre que les cellules proliférées par le somite pénètrent assez profondément dans la partie postérieure du renflement latéral ; aux stades ultérieurs, il existe dans la base de l'ébauche phallique, des travées cellulaires qui divergent depuis l'extrémité ventrale du somite et pourraient donc provenir de la prolifération somitique ; l'expérimentation (destruction des somites, marquage des cellules qui en dérivent) sera nécessaire pour décider si les cellules essaimées par le somite participent ou non à l'édification définitive du phallus. Il est possible que l'ébauche phallique de la Couleuvre comporte une partie du matériel cellulaire qui aurait pu servir à l'édification des membres postérieurs, matériel qui est resté disponible du fait du non-développement des membres (*). A côté des similitudes existant entre ces deux types d'ébauches (phalliques et des membres postérieurs), nous avons noté des différences dans leur structure interne ; il s'y ajoute le fait que dans la jeune ébauche phallique, l'épaississement épiblastique apical que l'on trouve toujours à l'apex (du côté latéral) de l'ébauche du membre. fait défaut ; par contre, il existe un ou deux épaississements épiblastiques lenticulaires situés sur le côté ventral de l'ébauche (photographie c, planche X) ; et, d'autre part, tandis que l'ébauche du membre postérieur de l'embryon d'Orvet croît d'abord en direction latérale, l'ébauche phallique de la Couleuvre s'allonge en direction caudale.

Au cours d'une description antérieure (Raynaud A., 1968) et dans ce travail, on a attiré l'attention sur le fait que les ébauches phalliques de la Couleuvre commencent à se développer avant que les ébauches (paires) de la lèvre craniale du cloaque ne soient formées ; c'est là, une observation qui

(*) La position de l'ébauche phallique, plus latérale chez l'embryon de Coulenvre que chez l'Orvet et les Lézards, est remarquable ; elle est certainement liée à l'absence de membre : s'agit-il d'un déplacement latéral qui s'est effectué corrélativement à la régression de membre ou a-t-elle été réalisée d'emblée, dès l'origine, à la suite d'un non-développement des membres ?

Source : MNHN, Paris

s'ajoute aux précédentes et prouve qu'il est inexact de considérer les phallus (comme l'ont fait UNTERHÖSSEL P. et FLEISCHMANN A. [1902]) comme des dérivés de la lèvre orale du cloaque ; ce n'est qu'aux stades plus avancés du développement que les ébauches pballiques viennent faire corps avec la lèvre orale du cloaque qui se soulève et s'étend en surface.

C) Nous arrivons maintenant à l'un des problèmes les plus importants et les plus discutés de l'embryologie reptilienne comparée : peut-on établir des bomologies entre le pénis unique des Reptiles cyclotrèmes et les deux bémi-pénis des plagiotrèmes ? Les solutions proposées par différents anteurs, pour essayer de résoudre ce problème, reposent, surtout, sur la comparaison de la structure des organes copulateurs des animaux juvéniles ou adultes ; sur le plan embryologique, les interprétations de FLEISCHMANN A. et de ses collaborateurs (1902, 1907) restent, en général, imprécises, car ni UNTERHÖSSEL P., ni HELLMUTH K. n'ont disposé de stades suffisamment jeunes d'embryons de Lézards, de Serpents et de Tortues pour pouvoir comparer le relief des champs cloacaux, au moment auquel s'effectuait le premier soulèvement des ébauches pballiques (aucun dessin de ces cbamps n'a été donné, à ces stades précoces, par ces auteurs) ; et dans le travail plns récent de BEUCHELT H. (1936), le premier stade embryonnaire étudié est celui d'un embryon de Couleuvre à collier âgé de 15 jours (d'incubation, après la ponte) mesurant 4 cm de longueur : les ébauches péniennes sont déjà constituées, ont une forme de bourgeon fixé au corps par un pédoncule.

L'étude que nous venons d'effectuer nous permet d'étudier, comparativement, le cbamp cloacal de très jeunes embryons d'Orvet et de Lézard (4 à 6 mm de longueur) et le champ cloacal de jeunes embryons (de 40 à 45 somites, pesant de 35 à 40 mg) de Tortue mauresque : cette étude, qui fournit des données nouvelles, va nous placer au cœur du problème des bomologies entre les bémi-pénis des plagiotrèmes et le pénis des cyclotrèmes.

Si l'on snit les diverses étapes de la formation du pénis de la Tortue, on constate qu'aux tout premiers stades de son développement, le champ cloacal présente certaines similitudes avec celui des Lézards et de l'Orvet : cbez l'embryon de Tortue mauresque d'environ 40 somites (fig. 13 à 15 du texte), on voit qu'entre les ébaucbes des membres postérieurs, en avant de l'ébaucbe du sillon urodaeal, la paroi ventrale du corps forme (fig. 13 *a* et *b* du texte) une bande de tissu légèrement épaissi, disposée transversalement et recourbée en direction caudale, sur ses côtés latéraux (*) ; les coupes histologiques montrent que cette bande de tissu est comparable à celle qui forme la lèvre craniale du cloaque des Reptiles plagiotrèmes : cette bande est formée d'un tissn mésencbymateux lâcbe, un peu plus dense sur son bord ventral ; d'autre part, l'amas de cellules mésodermiques basophiles qui forme, de cbaque côté, l'essentiel de l'ébaucbe du membre postérieur, à ce stade, déborde sur les côtés internes de la base de ces membres et quelques assises de ces cellules viennent se placer sous l'épiblaste, sur les bords ventro-latéraux de la paroi du corps, dans cette région, en formant une mince couche légèrement basophile, comme cela se produit cbez l'Orvet et le Lézard ; de plus, la tige de l'allantoïde cbemine, en direction longitudinale, dans la partie interne et dans le plan médian, de cette partie de la paroi du corps (comparer la photographie c de la planche XII à la photograpbie b de la planche VII). D'autre part, la cavité urodaeale est située dans le plan sagittal médian, à l'intérieur du repli incurvé que dessine cette bande de tissu ; pour ces raisons, il nous apparaît justifié d'homologuer cette bande tissulaire incurvée (partie de la paroi ventrale du corps qui, à ce stade, limite cranialement, le cbamp cloacal de l'embryon de la Tortue), à la lèvre craniale du cloaque des embryons d'Orvet et de Lézard (comparer le dessin de la figure 13 *a* du texte, à la pbotographie b de la planche II se rapportant à un embryon d'Orvet de 50 mg, aux dessins des figures 3 et 4 du texte se rapportant à des embryons d'Orvet de 40 et de 60 mg et aux dessins c et d de la figure 6 du texte se rapportant à des embryons de *Lacerta viridis* de 6 et de 7 mm de longueur).

(*) En arrière de cette région transversale de la paroi cloacale, on aperçoit, par transparence, à travers l'épiblaste, deux amas de cellules serrées (a.c.p., sur le dessin de la figure 13 a du texte).

Source : MNHN, Paris

Or, chez l'embryon de Tortue mauresque, le monticule saillant, impair médian (monticule cloacal) qui va former une grande partie de l'organe copulateur, naît à partir de la région médio-ventrale de cette partie de la paroi ventrale du corps, c'est-à-dire à partir de la zone médio-ventrale du territoire qui correspond à la lèvre craniale du cloaque des embryons d'Orvet et de Lézard (*). C'est là une disposition qui n'existe pas chez les embryons d'Orvet et de Lézard ; chez ces derniers, les ébauches phalliques naissent sous forme de deux petits monticules situés, symétriquement, de part et d'autre de l'urodaeum et dont la base est contigüe et en continuité avec les bords latéraux de la lèvre craniale du cloaque. Pour ne pas tenter des homologies de détail trop hasardeuses, nous nous contenterons de noter, ici, que les monticules phalliques des Lézards et de l'Orvet se forment à partir d'aires latérales du champ cloacal situées de part et d'antre de la partie postérieure de la membrane cloacale ; les aires latérales du champ cloacal de l'embryon de Tortue correspondant topographiquement aux aires des ébauches phalliques de l'Orvet seront incorporées aux côtés ventro-latéraux de l'organe copulateur en développement ; c'est, en effet, l'ensemble du champ cloacal qui, chez l'embryon de Tortue mauresque, va se soulever, au cours du développement, pour former l'organe copulateur (fig. 16 et 17 du texte). Quant aux bourrelets longitudinaux que nous avons vus se former chez l'embryon de Tortue, aux stades de 50 à 80 mg (22 à 25 jours d'incubation) et qui se disposent de part et d'autre du sillon urodaeal et formeront plus tard les deux lobes [lo.] (fig. 16 à 19 du texte) placés à l'extrémité de ce sillon, ils pourraient correspondre aux ébauches des deux lobes qui font légèrement saillie à l'extrémité de chaque hémi-pénis des fœtus d'Orvet (fig. 5 *d* du texte et photographie e, planche VI).

En résumé, si l'on veut tenter d'établir des homologies entre l'ébauche de l'organe copulateur impair de la Tortue mauresque (cyclotrème) et les ébauches des hémi-pénis des plagiotrèmes (ici, Orvet et Lézards vert et des murailles), on doit se limiter, dans l'état actuel des données de l'embryologie, aux conclusions suivantes :

a) L'extrémité de l'organe copulateur de la Tortue, sa partie centrale et dorsale proviennent d'une partie de la paroi ventrale du corps correspondant, topographiquement, à la région médio-ventrale de la lèvre craniale du cloaque des Lacertiens.

(*) La comparaison des figures 13 a et 4 du texte met bien en évidence cette correspondance ; mais pour obtenir une précision complémentaire, nous avons mesuré chez divers embryons (sur des dessins à la chambre claire, sur des reconstructions de la région cloacale, et aussi en dénombrant les coupes sériées de cette partie du corps) la distance (d) qui sépare le bord cranial de la lèvre craniale du cloaque, du bord cranial de la membrane cloacale et également le diamètre total (D) du champ cloacal le long de la ligne sagittale médiane. Nous avons effectué cette mesure chez quatre embryons et avons obtenu les résultats suivants :

	d (μ)	D (μ)	$\frac{d}{D}$
Embryon d'Orvet de 6 mm.....	300	460	$\frac{3,2}{5}$
Embryon de Lézard vert de 6 mm.....	435	700	$\frac{3,1}{5}$
Embryon de Tortue mauresque de 9 mm (41 paires de somites).....	305	500	$\frac{3}{5}$
Embryon de Tortue mauresque de 10 mm (45 paires de somites).....	330	590	$\frac{3,2}{5}$

Ainsi, chez l'embryon de Tortue, la partie antérieure du champ cloacal, partie qui comprend le monticule cloacal, occupe la même position et la même étendue relative, dans ce champ, que la lèvre craniale du cloaque des Lacertiens.

Source : MNHN, Paris

b) C'est tout le champ cloacal qui participe à la formation du pénis de la Tortue ; les ébauches phalliques des plagiotrèmes ne se constituent qu'à partir d'aires limitées (aires latérales) de ce champ. L'organe copulateur de la Tortue est donc plus complet, plus complexe que les hémi-pénis des Lacertiens ; et chaque hémi-pénis ne semble correspondre qu'à une partie (ventro-latérale) de l'organe copulateur de la Tortue.

c) Ce qui différencie essentiellement, aux stades précoces, le champ cloacal des cyclotrèmes, du champ cloacal des plagiotrèmes, c'est le soulèvement impair et médian du monticule cloacal qui se produit chez les cyclotrèmes ; ce soulèvement entraîne celui de toute la paroi cloacale située en arrière (caudalement) de ce monticule et lui donne une position inclinée ; ceci doit avoir pour conséquence, à la fois l'allongement, dans le sens cranio-caudal, de l'urodaeum (prélude à la formation du sillon urodaeal) et l'étirement des aires latérales situées de part et d'autre de ce conduit urodaeal ; c'est probablement à ce mouvement qu'est due la juxtaposition de chaque côté de ce conduit, des aires tissulaires correspondant aux territoires qui, chez les plagiotrèmes, donnent naissance aux ébauches phalliques (qui se développent à une certaine distance de l'urodaeum et croissent, d'abord, perpendiculairement à la surface du champ urodaeal).

d) Il est possible que les deux lobes ventraux oblongs disposés de part et d'autre de la partie craniale du sillon urodaeal, du phallus du fœtus de Tortue, correspondent aux petites protubérances qui font saillie à l'extrémité du phallus des fœtus d'Orvet (ces formations sont probablement destinées à jouer un rôle pendant la copulation pour faciliter la pénétration du sperme dans les voies génitales femelles).

Les interprétations et les tentatives d'homologie qui viennent d'être élaborées ne sont valables que si la constitution du champ cloacal de l'embryon de Tortue et celles de l'embryon d'Orvet ou de Lézard, au stade auquel nous les avons comparés, sont semblables. Une réserve doit être faite, à ce sujet, pour les tissus sous-épiblastiques, car nous ignorons à peu près tout des mouvements cellulaires et tissulaires qui, aux stades antérieurs, ont abouti à la mise en place des ébauches présomptives, dans le champ cloacal en formation. A ce sujet, nous avons constaté que, chez les jeunes embryons d'Orvet et de Lézard vert, une partie des cellules provenant de la prolifération du feuillet mésodermique somatopleural s'étendait, à proximité de la base du membre postérieur, sur les bords latéraux de la paroi ventrale du corps ; la plus grande partie de ce matériel va former les assises les plus ventrales, sous-épiblastiques, de chaque ébauche phallique. L'un de nous avait envisagé (Raynaud A., 1963) la possibilité que chez les embryons des Reptiles cyclotrèmes, ces assises cellulaires basophiles viennent confluer dans le plan sagittal médian, en avant de la chambre cloacale, pour participer à la formation d'un organe copulateur impair, médian ; selon cette conception, chaque hémi-pénis des plagiotrèmes pourrait représenter une moitié latérale ou une partie d'une moitié latérale du pénis impair des cyclotrèmes. Au cours de cette étude embryologique, nous avons recherché des indices des ces mouvements cellulaires présumés.

Nous avons cherché, en premier lieu, les causes du soulèvement médian du tubercule génital de l'embryon de Tortue : là où il va se former, la paroi ventrale du corps est constituée, d'abord, par un tissu mésenchymateux lâche ; ensuite, on voit des cellules provenant d'une prolifération de l'épithélium coelomique à ce niveau (fond caudal du coelome interne) qui s'accumulent entre la tige de l'allantoïde et l'épiblaste, en même temps que s'adjoignent à ce matériel, des éléments venus des côtés latéraux, c'est-à-dire de la région où se situe l'extrémité médiane du matériel cellulaire basophile (matériel qui est en continuité, du côté latéral, avec l'amas de cellules basophiles qui forme l'ébauche du membre postérieur). Le matériel cellulaire ainsi réuni dans le plan médian se multiplie, soulève l'épiblaste et forme une saillie, le monticule cloacal.

En vue de l'hypothèse envisagée, il était important de déterminer si du matériel cellulaire basophile, prolongement latéral du matériel basophile de l'ébauche du membre, participait à la formation du pénis de la Tortue ; il existe, effectivement, une migration vers la ligne médiane, de cellules disposées latéralement, de part et d'autre de cette ligne ; ces cellules, placées latéralement, sont situées

Source : MNHN, Paris

à l'endroit où se termine le matériel hasophile en relation avec le membre ; proviennent-elles de ces amas hasophiles ? Il est difficile d'en décider ; elles sont en effet moins basophiles que les précédentes mais peut-être perdent-elles ce caractère en se multipliant et en migrant du côté médian ; et effectivement, dans l'amas cellulaire médian qui va former le monticule cloacal, il n'existe pas de hasophilie particulière. Des méthodes de marquage cellulaire devront être utilisées pour pouvoir décider, sans équivoque, de l'origine du matériel cellulaire qui forme la partie initiale du pénis de la Tortue.

D'un autre côté, l'examen des coupes histologiques sériées de la région cloacale de jeunes embryons d'Orvet et de Lézard vert nous a montré que le matériel hasophile, prolongeant latéralement celui des membres, était principalement accumulé de part et d'autre de la partie postérieure de la membrane cloacale, là où se soulèveront les ébauches phalliques ; si ce matériel proliférait et tentait de migrer vers le plan sagittal médian, il ne pourrait le faire car, *à ce niveau*, l'urodaeum est accolé à l'épiblaste et il n'y a pas de place entre la paroi urodaeale ventrale et l'épiblaste pour le passage et l'accumulation de cellules ; et à un niveau légèrement antérieur, on ne trouve qu'une mince assise de cellules hasophiles situées sur les bords latéraux (loin du plan médian) de la lèvre craniale du cloaque ; par contre, chez l'embryon de Tortue, en avant de la membrane cloacale, le matériel cellulaire hasophile est plus abondant sur les côtés latéraux de la paroi du corps que chez l'Orvet et le Lézard, et là, ce matériel peut migrer du côté médian car à ce niveau, il y a un assez large espace entre le bord ventral de l'urodaeum et l'épiblaste pour que des cellules puissent s'y accumuler. La répartition du matériel hasophile, dans le champ cloacal de ces trois espèces de Reptiles, nous apparaît différente à ces stades du développement ; cette répartition devra faire l'objet d'une étude détaillée, ainsi, d'ailleurs, que celle d'autres constituants histochimiques du champ cloacal chez les trois espèces de Reptiles.

Actuellement, nous retiendrons de notre étude les faits suivants :

a) L'origine exacte des éléments cellulaires qui forment le monticule cloacal n'a pu être déterminée ; il semble qu'une grande partie de ces éléments proviennent d'une prolifération récente de la somatopleure ; mais comme il existe aussi une migration de cellules d'origine latérale, vers la ligne médiane, il est possible, également, qu'une partie du matériel hasophile prolongeant celui de l'ébauche des membres participe au soulèvement et à la constitution du monticule cloacal.

b) Chez les embryons d'Orvet et de Lézard vert, il ne se produit pas de migration cellulaire, des côtés latéraux du champ cloacal, vers la ligne médiane.

Pour ces raisons, il nous paraît vraisemblable de considérer le pénis de la Tortue comme un organe composite, plus complexe que le phallus des plagiotrèmes, comme nous l'avions aussi envisagé à la suite d'une étude de la morphogenèse cloacale chez l'Orvet (RAYNAUD A., PIEAU C. et RAYNAUD J., 1968) : une partie du matériel hasophile homologue à celui qui forme les ébauches phalliques des plagiotrèmes a pu participer à la constitution du monticule cloacal ; mais, à ce monticule (qui est né dans la région antérieure médiane du champ cloacal), se sont adjointes les autres parties du champ cloacal et c'est ainsi le champ cloacal entier qui a participé à la formation du pénis de la Tortue (formation qui a mis en œuvre des mouvements tissulaires qui ne s'observent pas chez les plagiotrèmes).

Notons, toutefois, que l'étude actuelle se limite à celle de la morphogenèse de l'organe copulateur d'une seule espèce de Reptile cyclotrème et il est possible que l'étude d'embryons appartenant à d'autres espèces de Tortue et à diverses espèces de Crocodiles révèle d'autres aspects de la morphogenèse cloacale, plus proches que ceux de la Tortue mauresque, des stades de la formation du cloaque des Lacertiens ; il serait possible que ces stades présumés permettent, alors, d'établir des homologies plus précises entre les ébauches des phallus des Lézards et l'ébauche du pénis impair des Cyclotrèmes et des autres Vertébrés (Oiseaux, Mammifères). Actuellement, ces intermédiaires font défaut ; et peut-être n'ont-ils existé que chez des espèces depuis longtemps disparues. Étant donné ces lacunes, une certaine réserve s'impose dans nos interprétations.

Source : MNHN, Paris

Si l'on étudie maintenant, comparativement, non plus le relief du champ cloacal à un stade précoce, mais les stades ultérieurs du développement des phallus chez l'Orvet et le Lézard, d'une part, la Tortue, de l'autre, quelques constatations s'imposent :

a) Nous voyons se former, dans les phallus de l'embryon d'Orvet ou de Lézard, un abondant tissu à structure caverneuse dont les larges espaces sanguins se creusent et se remplissent de sang entre les stades de 160 et 200 mg. Un corps caverneux bien développé, riche en fibres élastiques et en vaisseaux à revêtement épithélial, existe aussi dans les hémi-pénis des autres Lézards (Wopke K., 1931) ; ce tissu caverneux qui occupe un grand volume dans le phallus, principalement de part et d'autre du sillon spermatique, ventralement par rapport au muscle rétracteur fait du phallus des plagiotrèmes, un organe spongieux, particulièrement dilatable.

Il se forme, aussi, chez l'embryon de Tortue mauresque, aux stades de 130 à 140 mg, un tissu à structure caverneuse qui se situe sur les côtés latéraux de l'urodaeum ; mais il occupe ici, dans le pénis, un volume beaucoup plus réduit que n'en occupe le tissu semblable chez l'embryon d'Orvet.

b) Nous voyons prendre naissance, chez l'embryon de Tortue mauresque (pesant de 40 à 50 mg), une prolifération accentuée de l'épithélium coelomique (feuillet mésodermique somatopleural) dans la partie caudale du coelome interne ; les cellules ainsi essaimées s'enfoncent dans les parois du cloaque, de part et d'autre de l'urodaeum ; chez l'embryon de 25 jours d'incubation (pesant 80 mg), ces cellules se groupent de part et d'autre du sillon urodaeal en deux amas cylindriques (un de chaque côté) représentant les ébauches du corps fibreux du pénis ; ces deux condensations cellulaires sont réunies par une bande transversale, du même tissu fibreux, située dorsalement par rapport à l'urodaeum ; dans la partie distale du phallus, les deux ébauches se réunissent en un corps fibreux médian présentant une concavité ventrale et qui se termine en pointe à l'extrémité du phallus.

Chez les embryons d'Orvet ou de *Lacerta viridis*, nous n'avons pu déceler une prolifération aussi nette, de l'épithélium du fond caudal du coelome, qui pourrait donner naissance à l'équivalent des corps fibreux de l'embryon de Tortue ; nous avons cependant observé la formation d'une bande de tissu conjonctif embryonnaire serré situé dorsalement par rapport au sillon spermatique, mais ce tissu est beaucoup moins dense que celui qui va former les corps fibreux du pénis de la Tortue ; il ne comporte qu'un petit nombre (5 à 10) d'assises cellulaires et il doit avoir une origine différente ; à notre avis, ces deux tissus ne sont probablement pas homologues.

c) A partir du stade de 60 mg commence à se différencier, chez l'embryon d'Orvet, le grand muscle rétracteur du pénis qui traversera le phallus jusqu'à son extrémité et occupera une grande place dans cet organe (à partir du stade de 250 mg, par exemple) ; il ne s'insère pas sur le tissu conjonctif dense entourant le sillon spermatique, mais longe ce tissu et va se fixer à l'extrémité du phallus ; par contre, un faisceau de muscles lisses pénètre dans la base du phallus et ses fibres se dispersent dans le tissu caverneux et dans le tissu conjonctif dense. Chez l'embryon de Tortue mauresque, il n'existe pas, dans le phallus, d'équivalent du grand muscle rétracteur de l'hémi-pénis des Lacertiens, mais deux larges faisceaux musculaires se différencient au stade de 140 mg et vont s'insérer sur la base des deux moitiés du corps fibreux ; il existe, également, deux faisceaux musculaires qui pénètrent dans les lèvres entourant le pénis ; il est possible que les faisceaux musculaires lisses s'insérant sur les corps fibreux de l'embryon de Tortue soient homologues à l'un des deux faisceaux musculaires du phallus de l'embryon d'Orvet.

Nous devons confronter, maintenant, nos observations et nos interprétations à celles des auteurs qui ont, déjà, abordé ces problèmes.

Deux courants différents existent, dans la littérature, en ce qui concerne les homologies qui peuvent exister entre les hémi-pénis des Reptiles plagiotrèmes et le pénis impair des Reptiles cyclotrèmes, des Oiseaux et des Mammifères.

Source : MNHN, Paris

D'une part, une série d'auteurs, depuis Boas I.E.V. (1891), Gegenbaur C. (1901), etc., jusqu'à Gerhardt U. (1933), sont de l'avis que les deux types d'organe copulateur se sont formés indépendamment, ne sont pas comparables et ne peuvent donc dériver l'un de l'autre.

D'autre part, d'autres chercheurs pensent que le pénis impair et les hémi-pénis sont des organes homologues : pour Gadow H. (1887), l'organe copulateur des Chéloniens et des Crocodiliens a été formé, à l'origine, par la fusion de deux ébauches paires. Fleischmann et ses élèves (1902) ont recherché l'homologie entre ces deux types d'organe et pensent l'avoir trouvée en admettant que pénis et hémi-pénis dérivent tous deux de la lèvre craniale du cloaque ; toutefois, une certaine réserve se fait jour dans les interprétations de Fleischmann, quelques années plus tard (1907) (*). Après une étude de stades (déjà tardifs) du développement des phallus de la Couleuvre à collier et de la Vipère berus, et de la structure de ces organes, Beuchelt H. (1936) conclut à une homologie complète entre les hémi-pénis et le pénis : il décrit en effet, chez l'embryon de Serpent, un *corpus fibrosum* qui, issu de la lèvre craniale du cloaque, pénètre dans chaque hémi-pénis (**) ; il fait remarquer, d'autre part, qu'un tissu spongieux se développe, en liaison avec ce corps fibreux, aussi bien dans le phallus de la Couleuvre que dans le pénis des cyclotrèmes ; dès lors, ajoute-t-il, si l'on rapproche, du côté médian, les deux hémi-pénis des Serpents jusqu'à la jonction, sur la ligne médiane, des sillons séminaux, on obtient un seul pénis comportant un *corpus fibrosum* formé de deux ébauches paires, un sillon séminal central et, de part et d'autre de celui-ci, un massif de tissu spongieux ; ainsi, l'union des deux hémi-pénis des plagiotrèmes donnerait naissance à un organe copulateur impair dont la morphologie correspondrait totalement à celle du pénis des cyclotrèmes (Beuchelt H., 1936) (***).

L'étude embryologique que nous venons d'effectuer ne nous permet pas d'accepter sans réserves, la conclusion de Beuchelt. Au cours de la formation du phallus de la Tortue, nous avons vu apparaître des mouvements, des différenciations qui ne s'observent pas dans les ébauches phalliques des plagiotrèmes : le soulèvement impair médian du monticule cloacal, l'allongement de l'urodaeum dans le sens longitudinal, la prolifération accentuée, au stade de 40 mg, de l'épithélium coelomique, pour former le corps fibreux, etc. Il est possible que ces différenciations représentent une étape nouvelle de la morphogenèse phallique, l'acquisition de structures donnant au pénis une configuration qui se rapproche de celle du pénis des mammifères ; d'autre part, nous avons noté l'acquisition, par les ébauches phalliques de l'Orvet ou du Lézard, de caractéristiques qui ne se retrouvent pas, ou ne se

(*) L'interprétation de Fleischmann A. (1902) est en grande partie basée sur les observations faites par ses élèves (Unterhössel, Hellmuth) chez les embryons de Lézards et Serpents, d'une part, Tortues et Crocodiles de l'autre ; comme nous l'avons rappelé dans l'introduction de ce travail, ces observations sont incomplètes car les auteurs ne disposaient pas des stades précoces du développement de ces embryons et leurs interprétations et parfois leurs observations sont inexactes. En ce qui concerne la morphogenèse externe du cloaque d'*Emys lutaria*, Hellmuth semble avoir confondu ébauche pénienne et lèvre craniale du cloaque et il suppose, à tort, que les deux petits lobules qui se trouvent sur la face ventrale du pénis, de part et d'autre de l'extrémité distale du sillon urodacal, représentent les ébauches phalliques formées les premières à la base de la lèvre craniale du cloaque.

(**) Fleck O. (1910) mentionne aussi la présence d'un *corpus fibrosum* dans le pénis du Gecko *(Platydactylus ann.)*.

(***) Gadow H. (1877) avait, déjà, suggéré que la réunion des ébauches des deux hémi-pénis des plagiotrèmes puisse conduire à l'organe copulateur impair des plagiotrèmes. Il envisageait aussi que le type primitif des organes copulateurs ait pu être représenté, autrefois, par une simple hypertrophie des bords latéraux du proctodaeum ; chez les Lézards et les Serpents, ces ébauches d'organes phalliques se seraient écartées l'une de l'autre et auraient évolué en hémi-pénis. Nous ajouterons que l'on pourrait, aussi, théoriquement, envisager que les ébauches des hémi-pénis des plagiotrèmes aient pris naissance, à la suite d'une sorte de subdivision, de « fissuration », dans le plan sagittal médian, d'un champ cloacal primitif hypothétique qui, normalement, aurait été capable de donner naissance à un pénis médian impair ; mais ce champ cloacal primitif aurait été dépourvu de certaines des capacités de différenciation qui se manifestent dans le champ cloacal des cyclotrèmes actuels ; de plus, au cours de cette subdivision, le territoire sagittal médian situé en avant de l'urodaeum aurait pu être détruit ou déplacé ; mais cette hypothèse ne rend pas parfaitement compte du soulèvement des ébauches des hémi-pénis dans les parties latérales du champ cloacal et, d'autre part, elle ne s'accorde pas très bien avec l'observation de la complication progressive (et de la fermeture de plus en plus étendue du sillon séminal à la base caudale du phallus) dans la série des Vertébrés amniotes.

Source : MNHN, Paris

retrouvent qu'à un faible degré dans le pénis de la Tortue : le grand muscle rétracteur, traversant le phallus jusqu'à son extrémité distale, la présence d'un très abondant tissu à structure caverneuse, etc. Nous ne pouvons dire si les différences que nous venons de mentionner sont des différences de structure fondamentales ou seulement des variations, des diversifications secondaires, en rapport avec la physiologie de l'accouplement.

Ainsi, s'il ne fait pas de doute que dans la structure du pénis cyclotrème, on retrouve les constituants essentiels des deux hémi-pénis des plagiotrèmes réunis de part et d'autre de la ligne sagittale médiane (et l'embryologie du champ cloacal très jeune apporte une base solide à cette conception, ainsi, d'ailleurs, que l'étude de la musculatnre, de l'innervation, de la vascularisation des phallus chez les adultes), il nous paraît cependant plus exact de voir dans le pénis impair, un organe plus complexe que celui qui serait formé par le simple accolement de deux hémi-pénis ; le pénis impair de la Tortue présente des différenciations qui n'existaient pas dans l'hémi-pénis des plagiotrèmes ; au cours de son édification sont intervenus des processus morphogénétiques nouveaux qui se situent, peut-être, dans l'axe d'une évolution dirigée vers la morphogenèse phallique des Mammifères.

Ajoutons que BEUCHELT H. (1936) considère, en outre, que les pénis des Amniotes peuvent dériver des dispositifs de copulation réalisés chez les Gymnophiones (BEUCHELT reprend ici la conception de TONUTTI E. [1931] et de MARCUS et TONUTTI [1931] en la modifiant légèrement) : au lieu d'une évolution divergente en deux directions menant l'une au pénis, l'autre aux hémi-pénis, à partir d'une forme commune (*Chthonerpeton-Siphonops* ⟶ Cyclotrème et *Chthonerpeton-Hypogeophis* ⟶ Plagiotrème), BEUCHELT admet seulement deux variantes d'un même mode d'édification du pénis ; il fait, d'autre part, remarquer — à juste titre — que chez *Hypogeophis*, le système musculaire homologue aux phallus est ébauché à partir de deux bourgeons ecto-mésodermiques naissant sur les bords latéraux de l'anus et qu'ils ne migrent à leur position définitive (sur la paroi dorsale interne du cloaque) qu'au moment où se constitue le cloaque définitif.

Beaucoup d'autres auteurs (MULLER J. [1830, 1838], BOAS I.E.V. [1891], GEGENBAUR C. [1901], MESENHEIMER J. [1921]) ont abordé le problème de ces homologies de structure, au cours de travaux plus anciens ; il n'y a pas lieu de discuter ici toutes les opinions formulées ; le lecteur les trouvera mentionnées dans les publications de FLEISCHMANN A. (1902), TONUTTI E. (1931), BEUCHELT H. (1936), GERHARDT U. (1933).

A côté des auteurs que nous venons de citer, qui se sont préoccupés de la phylogénie des organes copulateurs, il faut citer un certain nombre de recherches embryologiques qui n'ont eu pour objet que d'établir les étapes de la morphogenèse phallique chez des espèces particulières : mentionnons seulement, ici, les travaux de TREADWELL A. L. (1891) chez deux espèces de Serpents, de OSTROUMOFF A. (1893) qui concluait que les « plis cloacaux » délimitant le vestibule du cloaque chez l'embryon de *Lacerta muralis* vont former, à la fois, les éminences phalliques et la lèvre craniale et caudale du cloaque ; ceux de FLECK O. (1910) qui pensait que chez le Gecko, l'ébauche phallique naissait de la lèvre cloacale caudale. DUFAURE J.-P. (1961, 1966) a décrit le développement des ébauches phalliques chez l'embryon de Lézard vivipare *(Lacerta vivipara J.)* et DUFAURE J.-P. et CHEVALIER M. ont, plus récemment (1967), apporté des documents sur l'organogenèse phallique chez *Chamaeleo bitaeniatus* et *Mabuia megalura* et l'un de nous (PIEAU C., 1968), quelques données sur le développement des phallus, chez les embryons de *Lacerta sicula*.

L'examen détaillé de toutes les données éparses dans la littérature montre que bien des divergences et des lacunes persistent dans nos connaissances sur la morphogenèse et la structure des organes copulateurs des Reptiles. Ce n'est que lorsqu'une connaissance précise du mode de formation de ces organes et de leur configuration microscopique aura été acquise (par les méthodes de l'embryologie descriptive, de l'histochimie et des méthodes expérimentales) que les divers problèmes évoqués dans ce travail pourront recevoir une réponse et que des homologies précises pourront être établies avec certitude entre les deux types, pair et impair, des organes copulateurs.

Source : MNHN, Paris

VIII. — RÉSUMÉ

Ce travail est consacré à l'étude de la formation et du développement des organes copulateurs chez des embryons appartenant à quatre espèces de Reptiles : Orvet *(Anguis fragilis L.)*, Lézard vert *(Lacerta viridis Laur.)*, Couleuvre tessellée *(Tropidonotus tessellata Laur.)* et Tortue mauresque *(Testudo graeca L.)* ; il est fondé sur l'examen morphologique externe et sur l'étude histologique de la région cloacale de 230 embryons.

I. — Chez les embryons d'Orvet et de Lézard vert, les ébauches phalliques naissent sous forme de petits soulèvements de la paroi ventrale du corps, situés de part et d'autre de la membrane cloacale ; elles sont constituées par l'épiblaste qui recouvre un amas de cellules proliférées par le mésoderme somatopleural et ayant le même caractère basophile que les cellules constituant les ébauches des membres postérieurs et avec lesquelles elles sont en continuité ; leur base est contigüe à l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque qui se forme, en avant de la membrane cloacale, à partir d'un épaississement transversal de la paroi ventrale du corps ; cet épaississement est initialement renflé en deux protubérances situées de part et d'autre du plan sagittal médian et est constitué par du mésenchyme lâche. Un abondant tissu à structure caverneuse, disposé de part et d'autre du sillon spermatique et un grand muscle rétracteur inséré à l'extrémité du phallus se différencient, au cours du développement, dans chacune des ébauches phalliques, en même temps que d'autres différenciations se manifestent dans l'épiblaste.

II. — Chez les embryons de Couleuvre tessellée, il se constitue également un renflement latéral sur les côtés de la région cloacale, par suite de la prolifération du feuillet mésodermique somatopleural ; deux somites pénètrent assez profondément dans la moitié dorsale de chaque renflement et essaiment des cellules à leur intérieur ; les ébauches phalliques se forment à partir de la région postérieure de chacun de ces renflements et croissent en direction caudale. Il est possible que l'ébauche phallique de la Couleuvre comporte une partie du matériel cellulaire qui aurait pu servir à l'édification du membre postérieur et qui serait, ici, resté disponible, du fait du non-développement des membres.

III. — Chez les embryons de Tortue mauresque, l'ébauche phallique apparaît d'abord comme un soulèvement médian impair (« monticule cloacal »), du territoire situé en avant de la membrane cloacale ; ce soulèvement entraîne celui de tout le champ cloacal dont les parties latérales, situées de part et d'autre de la membrane cloacale, s'intègrent presque entièrement au monticule cloacal pour former le phallus. Seuls, les bords latéraux du champ cloacal ne participent pas à l'édification du phallus : ils représentent les ébauches de la lèvre du cloaque. Le sillon séminal, situé sur la face ventrale du phallus, est la partie ventro-caudale de l'urodaeum qui s'est ouverte à l'extérieur après résorption de la membrane cloacale ; il est bordé latéralement par du tissu caverneux et dorsalement par le corps fibreux qui se forment à partir de deux proliférations de l'épithélium de la partie caudale du coelome interne. Au cours du développement, se différencient deux faisceaux musculaires lisses qui s'insèrent sur la base du corps fibreux.

IV. — L'étude comparative des champs cloacaux de jeunes embryons d'Orvet, de Lézard vert et de Tortue mauresque conduit aux constatations suivantes :

a) L'extrémité de l'organe copulateur de la Tortue, sa partie centrale et dorsale, proviennent d'une partie de la paroi ventrale du corps correspondant topographiquement à la région médio-ventrale du cloaque des Lacertiens.

b) C'est tout le champ cloacal qui participe à la formation du pénis de la Tortue ; par contre, les ébauches phalliques des Reptiles plagiotrèmes ne se constituent qu'à partir d'aires limitées (aires

Source : MNHN, Paris

latérales) de ce champ ; chaque hémi-pénis ne correspondrait donc qu'à une partie (ventro-latérale) de l'organe copulateur de la Tortue.

L'étude des stades ultérieurs du développement montre qu'il se forme, chez l'embryon de Tortue de 40 à 50 mg, une prolifération de l'épithélium coelomique qui donne naissance à deux ébauches, paires, d'un volumineux corps fibreux ; on n'a pas observé de prolifération comparable chez les embryons d'Orvet et de Lézard. Chez ces derniers, il se constitue dans le phallus un abondant tissu à structure caverneuse permettant à ces organes de se dilater sous l'afflux du sang ; il se forme, également chez eux, un long muscle rétracteur qui traverse tout le phallus et s'insère à son extrémité.

Ainsi, si l'on retrouve dans le pénis de l'embryon de Tortue des constituants des hémi-pénis des Reptiles plagiotrèmes, situés de part et d'autre de la ligne sagittale médiane (ligne occupée par le sillon urodaeal) — et l'étude comparative des champs cloacaux des jeunes embryons rend bien compte de ces homologies — le pénis impair des cyclotrèmes nous apparaît comme un organe ayant une structure plus complexe que celle d'un organe copulateur qui serait formé par la simple union, sur la ligne médiane, de deux hémi-pénis.

Institut Pasteur (Service d'Embryologie expérimentale, SANNOIS, 95 - Val-d'Oise),

Source . MNHN, Paris

IX. — BIBLIOGRAPHIE

Beuchelt (H.). — Bau, Funktion und Entwicklung der Begattungsorgane der mannlichen Ringelnatter *(Natrix natrix L.)* und Kreuzotter *(Vipera berus), Morph. Jahrb.* 1936, **78**, p. 445-516.

Bojanus (L. H.). — Anatome testudinis europaeae, *Vilnae,* 1819, p. 169.

Dufaure (J.-P.). — Le développement de l'appareil génital du Lézard vivipare, *Arch. Anat. micr. morph. exp.*, 1961, **50**, p. 69-80.

Dufaure (J.-P.). — Recherches descriptives et expérimentales sur les modalités et facteurs du développement de l'appareil génital chez le Lézard vivipare (*Lacerta vivipara* Jacquin), *Arch. Anat. micr. morph. exp.*, 1966 a, **55**, p. 437-537.

Dufaure (J.-P.). — Développement et différenciation sexuelle des organes copulateurs chez les Reptiles squamates, *C. R. Soc. Biol.*, 1966 h, **160**, p. 2303-2306.

Dufaure (J.-P.) et Chevalier (M.). — Le développement des tubercules génitaux chez *Chomaeleo bitaeniatus* et *Mabuia megalura, Arch. Biol.*, 1967, **78**, 371-387.

Fleck (O.). — Die Entwicklungsgeschichte des Urogenitalsystems beim Gecko *(Platydactylus annul.), Anat. Hefte* 1910, **41**, p. 433-493.

Fleischmann (A.). — Morphologische Studien über Kloake und Phallus der Amnioten : I. Die Eidechsen und Schlangen, par P. Unterhössel ; II. Die Schildkroten und Krokodile, par K. Hellmuth ; III. Die Vögel, par C. Pomayer ; IV. Die Saugethiere et V. Die Stilistik des Urodäum und Phallus bei den Amnioten, par A. Fleischmann, *Morphologische Jahrbuch,* 1902, **30**, p. 539-589 ; XVI. Die Stilcharaktere am Urodäum und Phallus, par A. Fleischmann, *Morphologische Jahrbuch,* 1907, **36**, p. 570-601.

Fleischmann (A.). — Allgemeines Resultat meiner Phallusstudien. S.-B. *phys.-med. Soc. Erlangen*, V, **38**, D6h.

Gadow (H.). — Remarks on the cloaca and on the copulatory organs of the amniota, *Phil. Trans. Roy. Soc. London* B, 1887, **178**, p. 5-37.

Gegenbaur (C.). — Vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Leipzig, II, Bd., 1901, p. 533.

Gerhardt (U.). — Kloäke und Begattungsorgane, chap. V, *in* Urogenitalsystem ; 2. Teil, Geschlechtsorgane ; *Handbuch der Vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere*, par L. Bolk, E. Goppert, E. Kallius, W. Lubosch, Sechter Band, Urban et Schwarzenberg, Berlin, 1933.

Hoffmann (C. K.). — Schildkröten, *in :* Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreichs, Leipzig, 1890, Bd. VI, 3 Ahth., p. 264-275.

Hubert (J.), Dufaure (J.-P.) et Collin (J.-P.). — Matériaux pour une table de développement de *Vipera aspis L.* I. La période d'organogenèse, *Bull. Soc. Zool. France.*, 1966, **91**, n° 4, p. 779-788.

Keibel (F.). — Die Entwickelung der äusseren Koperform der Wirbeltieremhryonen insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten 2 Monaten, 1902, *in* O. Hertwig, *Handbuch der vergleichenden und experimentallen Entwickelungslehre der Wirbeltiere,* Jena, G. Fischer édit., 1906, **1**, 2e partie, chap. 6, p. 1-176.

Lison (L.). — Les méthodes de reconstruction graphique en technique microscopique, *Actualités scientifiques et industrielles* n° 553, Hermann et Cie, Paris, 1937.

Marcus (H.) et Tonutti (E.). — Zur Stammesgeschichte der männlichen Kopulationsorgane, *Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in Munchen,* 1931, **40**, p. 81-82.

Möller (F. von). — Über das Urogenitalsystem einiger Schildkröten, *Z. wiss. zool.*, 1899, **65**, p. 573-598.

Müller (J.). — Über zwei verschiedene Typen in dem Bau der männlichen Geschlechtsorgane hei den stranssartigen vögeln unf über die Entwickelungsformen dieser organe unter dem Wirbelthieren, *in : Abh. Akad. Wiss.* Berlin, 1838.

Ostroumoff (A.). — Studien zur Phylogenie der äufseren Genitalien bei Wirbelthieren, *Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel*, 1893, **11**, p. 46-55.

Pieau (C.). — La formation de l'organe copulateur chez l'embryon de Tortue grecque *(Testudo graeca L.), C. R. Acad. Sci., Paris,* 1967, **265**, p. 2015-2018.

Pieau (C.). — Sur la différenciation sexuelle de *Lacerta sicula B., Ann. Embryol. Morph.*, 1968, **1**, p. 295-306.

Pieau (C.). — La configuration générale de l'ébauche de l'organe copulateur de l'embryon de Tortue grecque *(Testudo graeca)* et ses rapports avec le cloaque, *C. R. Acad. Sci., Paris*, 1968, 266, p. 895-897.

Rathke (H.). — Entwickelungsgescbicbte der Natter *(Coluber Natrix),* Kœnigsberg, 1839.

Rathke (H.). — Über die Entwicklung der Schildkröten, Braunschweig, 1848.

Rathaud (A.). — Les premiers stades de la formation du cortex surrénal chez l'emhryon d'Orvet *(Anguis fragilis L.), Bull. Soc. Zool. France,* 1962, **87**, p. 98-120.

Raynaud (A.). — La formation des ébaucbes phalliques chez l'emhryon d'Orvet *(Anguis fragilis L.), C. R. Acad. Sci.*, 1963 a, **257**, p. 1966-1969.

Source : MNHN, Paris

RAYNAUD (A.). — Le développement et la différenciation au cours de la vie embryonnaire des ébauches phalliques de l'Orvet *(Anguis fragilis L.)*, *C. R. Acad. Sci.*, 1963 b, **257**, p. 2721-2724.

RAYNAUD (A.). — La formation et la régression des ébauches des membres de l'embryon d'Orvet *(Anguis fragilis L.)* Observations effectuées sur les ébauches des membres postérieurs, *Bull. Soc. Zool. France*, 1963 c, **88**, p. 299-324.

RAYNAUD (A.) — Effets d'une hormone œstrogène sur la différenciation sexuelle de l'embryon de Lézard vert *(Lacerta viridis Laur.)*, *C. R. Acad. Sci., Paris*, 1965, **260**, p. 4611-4614.

RAYNAUD (A.). — Sur la formation des glandes génitales chez l'embryon de Couleuvre tessellée *(Tropidonotus tessellata Laur.)*, *C. R. Acad. Sci.*, 1966, **262**, p. 778-781.

RAYNAUD (A.). — Effets d'une hormone œstrogène sur le développement de l'appareil génital de l'embryon de Lézard vert *(Lacerta viridis Laur.)*, *Arch. Anat. micr. morph. exp.*, 1967, **56**, p. 63-122.

RAYNAUD (A.). — Le développement de la région cloacale et des ébauches phalliques chez l'embryon de Couleuvre tessellée *(Tropidonotus tessellata Laur.)*, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1968, **266**, p. 1593-1595.

RAYNAUD (A.) et PIEAU (C.). — Étude comparative de la formation des bémi-pénis des embryons d'Orvet *(Anguis fragilis L.)* et de Lézard vert *(Lacerta viridis Laur.)* et de l'organe copulateur impair de l'embryon de Tortue mauresque *(Testudo iberica, Schr.)*, *C. R. Acad. Sci.*, 1969, **269**, p. 1989-1992.

RAYNAUD (A.) et RAYNAUD (Mme J.). — Sur les réactions aux hormones sexuelles des ébauches phalliques de l'embryon des Reptiles, *C. R. Acad. Sci. Paris*, 1965, **261**, p. 4853-4856.

RAYNAUD (A.), PIEAU (C.) et RAYNAUD (J. Mme). — Contribution à l'étude de la formation du cloaque chez l'Orvet *(Anguis fragilis L.)*, *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 1968, **52**, p. 1-64.

SCHMIDTGEN (O.). — Die Cloake und ihre Organe bei den Schildkröten, *Zool. Jahrb.*, 1907, **24**, p. 357-414.

SCHNEIDER (J.). — Allgemeine Naturgeschichte der Schildkröten, Leipzig, 1873.

STEFAN (Y.). — Contribution à l'étude expérimentale de l'intersexualité chez un Chélonien : *Emys leprosa S.*, *Bull. Biol France et Belgique*, 1963, **97**, p. 363-467.

TONUTTI (E.). — Beitrag zur Kenntnis der Gymnopbionen. Das Genitalsystem, *Morph. Jahrb.*, 1931, **68**, p. 151-292.

TREADWELL (A. T.). — On the development of the male copulatory organs in snakes, *The Am. Nat.*, 1891, **25**, p. 490-495.

TREVIRANUS. — Über die Harnwerkzenge und die männlichen Zengung steile der Schildkröten überhaupt und besonders der *Emys serrata, in : Zeitschr. Physiol.*, 1827, vol. 2.

WÖPKE (K.). — Die Kloake und die Begattungsorgane der männlichen Zauneidechse *(Lacerta agilis L.)*, *Jena Z. Naturwiss.*, 1931, **65**, p. 275-317.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST.

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

LISTE DES ABRÉVIATIONS UTILISÉES DANS LES FIGURES DU TEXTE ET DANS LES PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

a.c.d.	amas cellulaires denses
a.c.p.	amas cellulaires pairs
a.d.m.	amas denses de cellules mésohlastiques
a.l.	aire latérale
all.	allantoïde
all.o.	allantoïde ouverte
amn.	amnios
Ao.	aorte
art.all.	artère allantoïdienne
a.v.	aire vasculaire
b.é.ph.	bourrelet de l'ébauche phallique
c.	corps de l'embryon, ou cœlome, ou cœur
ch.	chorde
cl.	cloaque
c.m.s.	cellules mésodermiques somatopleurales
cr.	crête de Wolff
cr.m.	crête médiane
c.s.	cellules somitiques
c.W.	canal de Wolff
é.c.f.	chauche du corps fibreux
é.l.c.cl.	chauche de la lèvre candale du cloaque
é.l.cl.	ébauche de la lèvre du cloaque
é.l.cr.cl.	ébauche de la lèvre cramale du cloaque
é.m.ant.	ébauche dn membre antérieur
é.m.p.	chauche du membre postérieur
é.org.g.ext.	ébauche phallique
é.ph.	ébauche pballique
é.ph.dr.	ébauche dn phallus droit et
é.ph.g.	chauche du phallus gauche
é.pl.	ébauche du plastrou
é.p.b.	ébauche de la protubérance basale du phallus
é.s.sp.	ébauche du sillou spermatique
é.s.ur.	ébauche du sillon urodaeal
empl.Ur.	emplacement de l'urodaeum
ép.	épiblaste
ép.m.s.	épaississement du mésoderme somatopleural
f.amn.	feuillet amniotique
f.m.l.	faisceau musculaire lisse
g.ur.g.	gouttière uro-génitale
i.ép.	invaginatious épiblastiques
I.	intestin
l.cl.	lèvre du cloaque
l.c.cl.	lèvre caudale du cloaque
l.ch.Ur.	limite de la chambre urodaeale
l.cr.cl.	lèvre craniale du cloaque
lo.	lobes
l.ur.	lame urodaeale
m.	mésouéphros
m.c.	monticule cloacal
m. cl.	membraue cloacale
m.l.	mésenchyme lâche
m.l.cl.	muscle de la lèvre dn cloaque
m.r.	mnsele rétracteur
m.s.	mésoderme somatopleural
o.Ur.	ouverture urodaeale
p.	papilles on patte
pa.	pariétopleure
ph.	pballus
ph.dr.	phallus droit
pb.g.	phallus gauche
p.o.	pédicule ombilical
p.p.	patte postérieure
pr.	proctodaeum
prot.l.b.	protubérance latéro-basale du phallus
q.	queue
r.é.ph.	rudimeut de l'ébauche phallique
r.l.	renflement latéral
r.l.c.	renflemeut latéral de la région cloacale
r.pr.	rigole proctodaeale
S.	somite
s.ap.	saillie apicale
s.l.	saillie latérale dn phallns
s.l.h.	saillie latéro-basale du pballus
s.m.	saillie méseuchymateuse
s.sp.	sillon spermatique
s.ur.	sillon urodaeal
t.c. et t.ca.	tissu caverneux
t.c.d.	tissu conjonctif dense
t.n.	tube uerveux
Ur.	urodaeum
v.	vitellus ou vaisseaux sanguins

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

PLANCHES

0 564 013 6

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Planche I

Photographies de jeunes embryons d'Orvet *(Anguis fragilis L.)* montrant le développement du renflement latéral (r.l.) de la région cloacale (photographies *a* et *b*) et la différenciation des ébauches du membre postérieur (é.m.p.) et du phallus (é.pb.) à partir de ce renflement (photographie *c*).

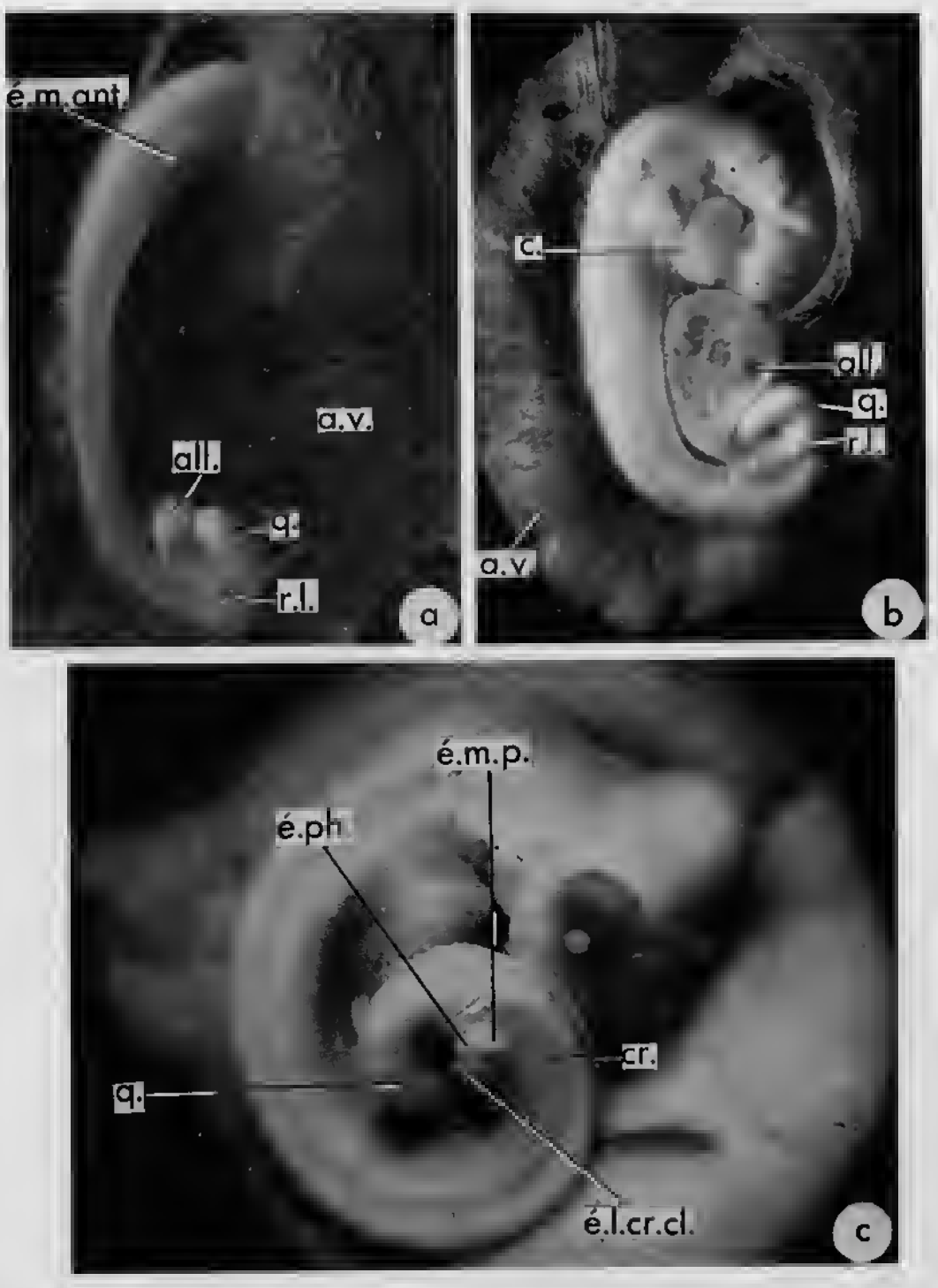
a : Embryon de 5,2 mm de longueur (E8 Orv. 342) dont le bourgeon allantoïdien mesure 0,5 mm de longueur (Gr. = 16).

b : Embryon de 5 mm de longueur dont le bourgeon allantoïdien mesure 2 mm de longueur (Gr. = 12).

c : Embryon de 6,5 mm de distance courbure cervicale-courbure caudale (mesure prise sur l'embryon enroulé ; déroulé, il mesurait 20 mm) (E3 Orv. 49). Noter la terminaison de la partie caudale de la crête de Wolff (cr.) contre la base de l'ébauche du membre postérieur (é.m.p. : ébauche du membre postérieur) (Gr. = 13).

(all. : allantoïde ; a.v. : aire vasculaire ; c. : cœur ; é.l.cr.cl. : ébauche de la lèvre craniale du cloaque ; é.m.ant. : ébauche du membre antérieur ; q. : queue).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Planche II

Vue ventrale (ou ventro-latérale) de la région cloacale de jeunes embryons d'Orvet, montrant l'évolution du relief de cette région et les principaux stades de la formation des ébauches phalliques (é.ph.).

a : Embryon de 40 mg (Gr. = 15).

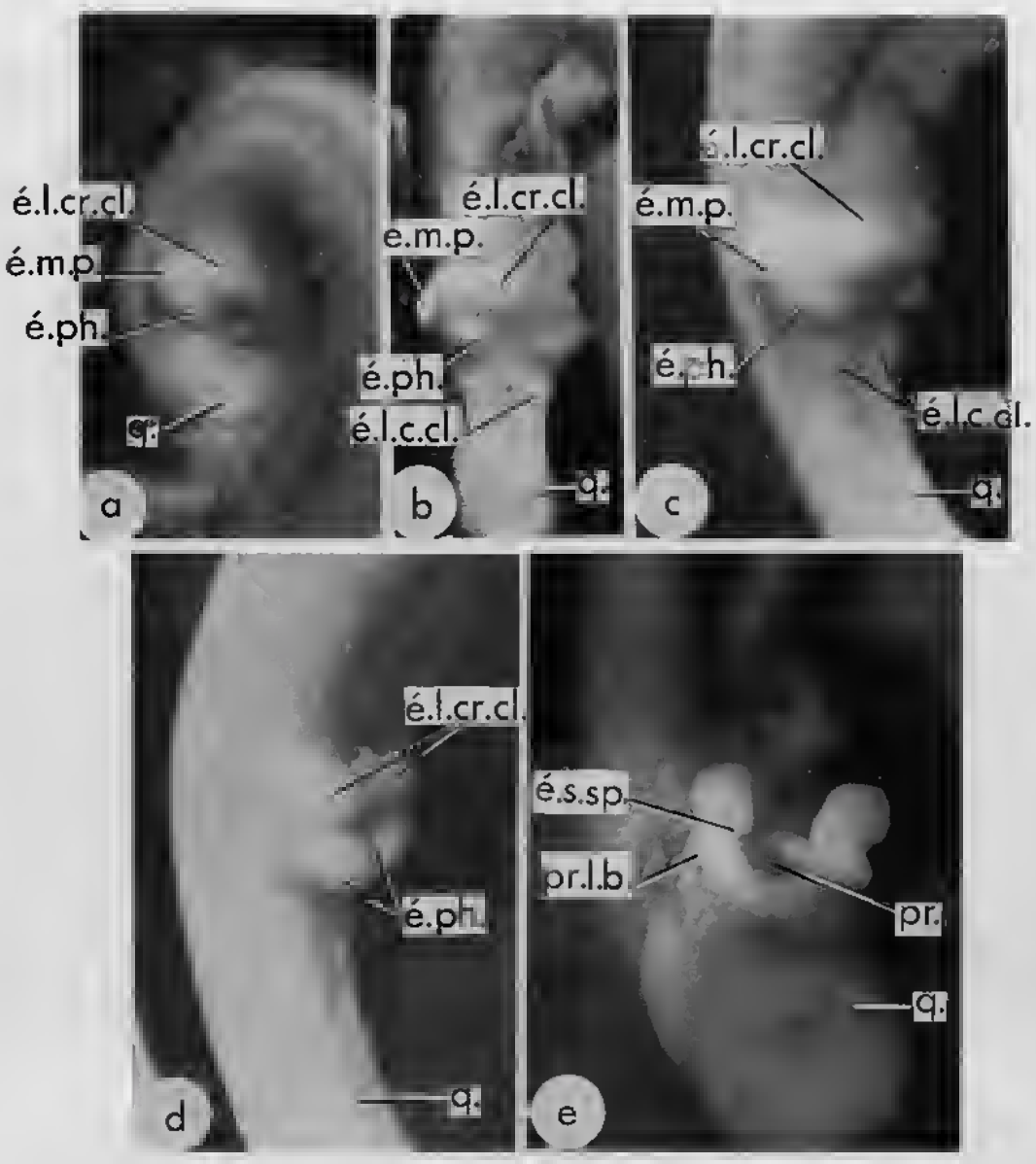
b et *c* : Embryon de 51,6 mg (*b*, Gr. = 22,5 et *c*, Gr. = 26).

d : Embryon de 68 mg (Gr. = 23,5).

e : Embryon de 128 mg (Gr. = 22).

(é.l.c.cl. : ébauche de la lèvre caudale du cloaque ; é.l.cr.cl. : ébauche de la lèvre craniale du cloaque ; é.m.p. : ébauche du membre postérieur ; é.ph. : ébauche phallique ; é.s.sp. : ébauche du sillon spermatique ; pr. : proctodaeum ; pr.l.b. : protubérance latérale basale du phallus ; q. : queue).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Planche III

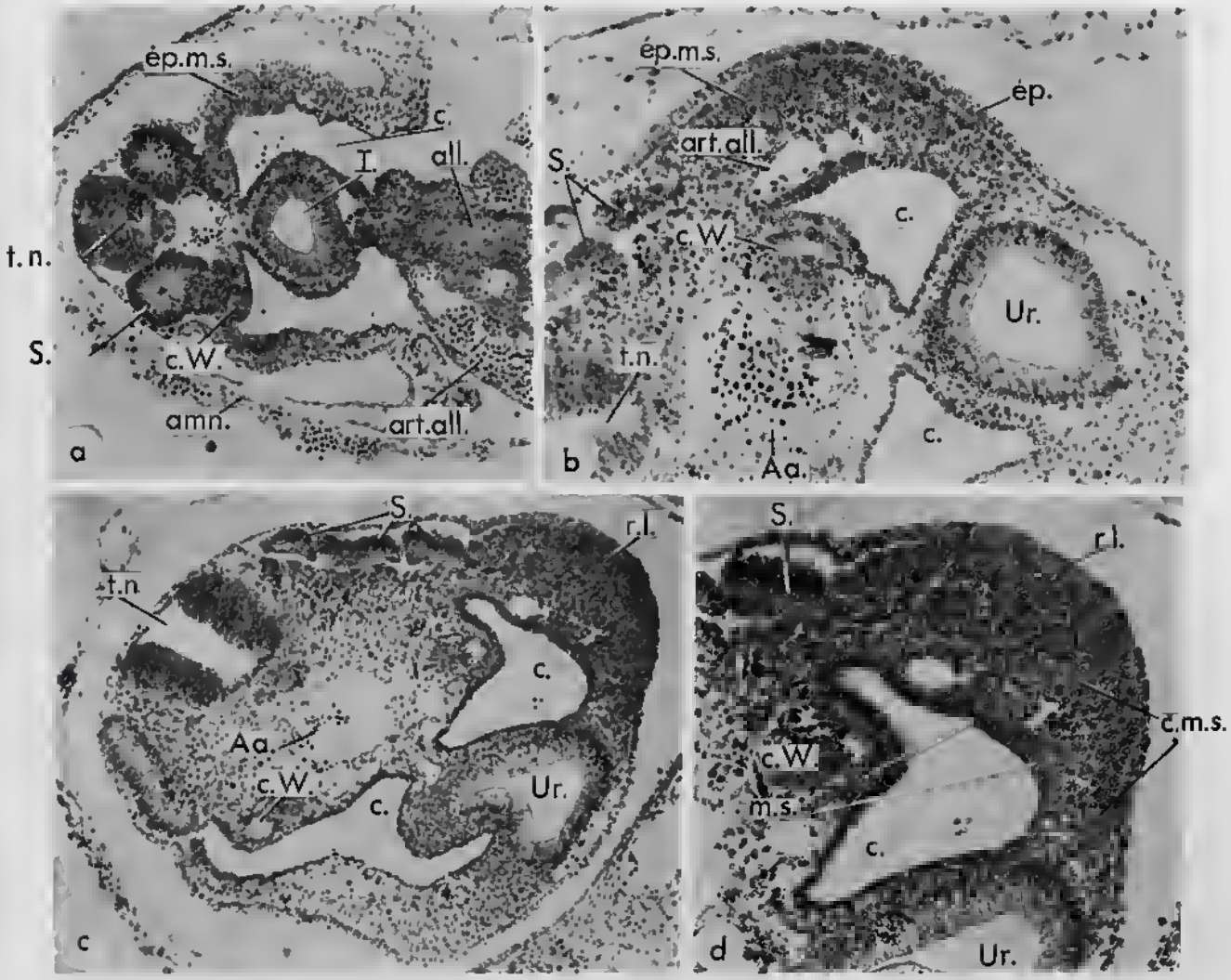
a : Section transversale à hauteur de l'extrémité postérieure du tronc d'un jeune embryon d'Orvet *(Anguis fragilis)* (E12 Orv. 342) de 4,6 mm de longueur (distance courbure cervicale-courbure caudale), dont le bourgeon allantoïdien mesure 0,5 mm de longueur ; on aperçoit l'épaississement (ép.m.s.) du feuillet mésodermique somatopleural formant, de chaque côté, le renflement latéral de la région cloacale (all. : allantoïde ; amn. : amnios ; c. : coelome ; c.W. : canal de Wolff ; art.all. : artère allantoïdienne ; I. : intestin postérieur : S. : somite ; t.n. : tube nerveux) (Gr. = 97).

b : Section transversale de l'extrémité postérieure du tronc, à hauteur de l'urodaeum, d'un jeune embryon d'Orvet de 5,5 mm de longueur, dont le bourgeon allantoïdien mesure 1,6 mm (E9 Orv. 345) ; l'épaississement de la somatopleure (ép.m.s.) détermine un renflement courbe de la paroi latérale du tronc à ce niveau et s'étend jusque sur les côtés de l'urodaeum (Ur.) (art.all. : artère allantoïdienne ; Ao. : aorte ; c. : coelome ; c.W. : canal de Wolff ; ép. : épiblaste ; S. : somite ; t.n. : tube nerveux) (Gr. = 154).

c : Section transversale, à hauteur de la chambre cloacale (Ur. : urodaeum) d'un jeune embryon d'Orvet de 5,2 mm de longueur, dont le bourgeon allantoïdien mesure 2 mm de longueur (E2 Orv. 190) : le renflement latéral (r.l.) est devenu proéminent (Ao. : aorte ; c. : coelome ; c.W. : canal de Wolff ; S. : somite ; t.n. : tube nerveux) (Gr. = 97).

d : Vue à un plus fort grossissement, du renflement latéral droit, de la région cloacale de l'embryon dont une coupe est reproduite sur la figure précédente ; noter que la prolifération du mésoderme somatopleural (m.s.) s'étend jusque sur les bords de l'urodaeum (Ur.) et qu'il y a là, accumulées entre le coelome, la paroi latérale de l'urodaeum et l'épiblaste, des cellules d'origine mésodermique somatopleurale semblables à celles qui forment l'ébauche du membre (majeure partie du renflement latéral) ; noter, aussi, qu'un somite (S.) essaime quelques cellules dans la base dorsale du renflement latéral (c. : coelome ; c.W. : canal de Wolff ; c.m.s. : cellules mésodermiques somatopleurales ; S. : somite) (Gr. = 154).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Planche IV

Coupes histologiques transversales à travers la région cloacale de jeunes embryons d'Orvet montrant la formation des ébauches pballiques (é.ph.) et les rapports entre ces éhauches et celles des membres postérieurs (é.m.p.).

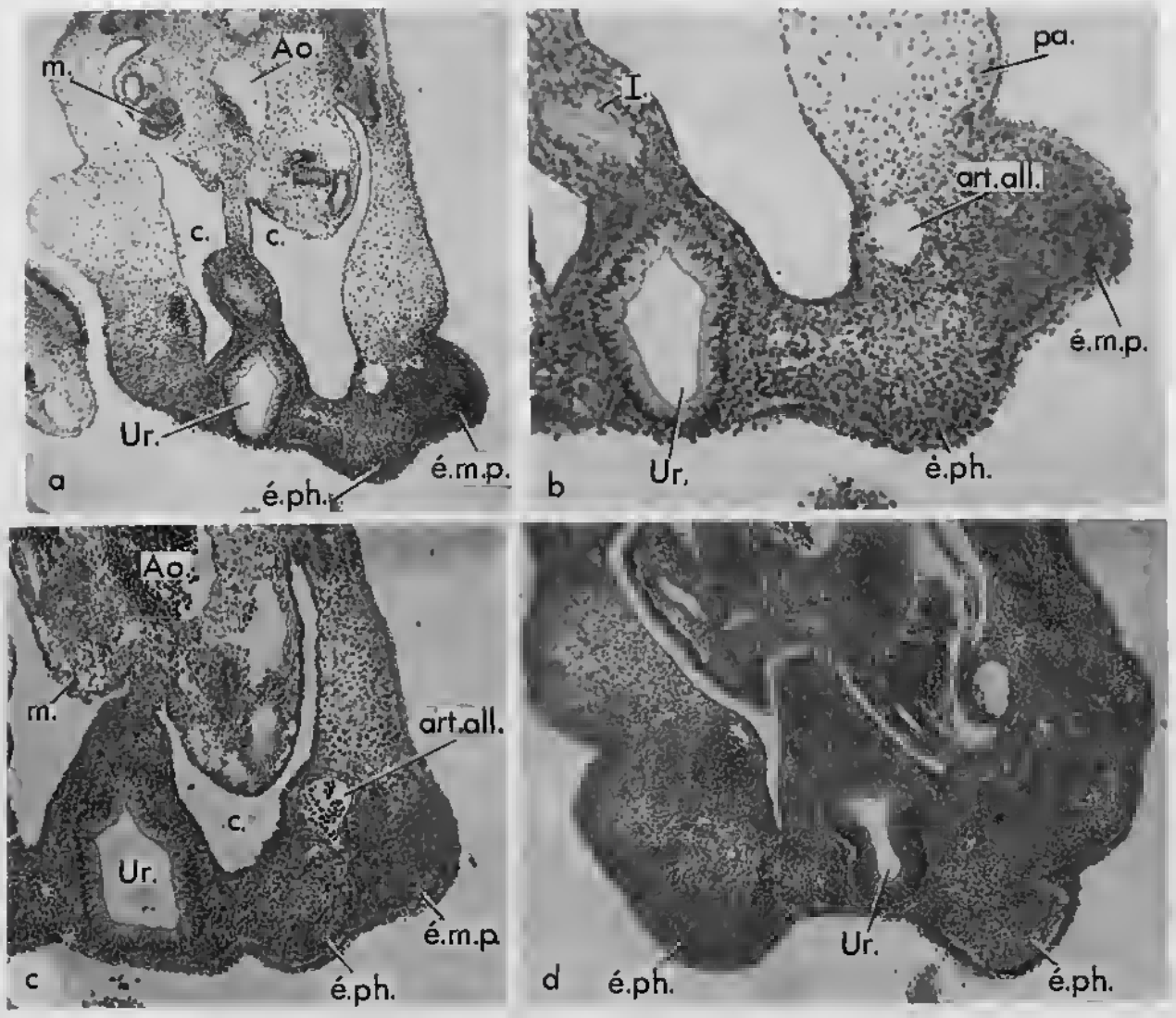
a : Embryon de 6 mm de longueur dont l'allantoïde a la forme d'un sac de 5,5 mm de longueur. De part et d'autre de la chambre urodaeale (Ur.) se sont formées deux petites surélévations représentant les ébauches phalliques (é.pb.) ; elles sont au contact de la partie craniale de l'ébauche du membre postérieur (é.m.p.) ; seules les ébauches du côté gauche sont intéressées par cette coupe (Ao. : aorte ; c. : coelome ; m. : mésonépbros) (Gr. = 61).

b : Vue à un plus fort grossissement de l'ébauche phallique gauche de l'embryon précédent. Noter la grande densité cellulaire dans la partie ventrale, sous-épihlastique, de l'ébauche phallique (é.pb.) et la contiguité entre cette dernière et l'éhauche du membre postérieur (é.m.p.) (pa. : pariétopleure) (Gr. = 119).

c : Embryon de 6,5 mm de longueur. Noter ici également la juxtaposition des éhauches pballiques et du membre postérieur qui ne sont séparés, du côté ventral, que par une légère dépression (se reporter au dessin de la morpbologie externe de la région eloacale de cet emhryon, planche II) ; l'artère allantoïdienne (art.all.) chemine entre les bases de l'éhauche pballique et de l'ébauche du membre postérieur (Gr. = 93).

d : Embryon de 50 mg (mêmes abréviations que pour les figures précédentes) (Gr. = 174).

Source . MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Planche V

Coupes histologiques à travers les phallus d'embryons d'Orvet.

a : Ébauche phallique droite d'un embryon de 55 mg ; noter l'amas dense de cellules mésoblastiques (a.d.m.) sous l'épiblaste (art.all. : artère allantoïdienne) (Gr. = 87).

b et *c :* Sections, selon leur axe, des phallus gauches de deux embryons pesant 78 mg ; noter la formation du grand muscle rétracteur (m.r.) qui traverse le phallus parallèlement à son grand axe et sa hifurcation (photographie *c*) à son extrémité distale ; noter également le début de la formation de la protubérance (é.pr.b.) sur la partie latérale de la base du phallus (Gr. = 87 pour la photographie *b* et 80 pour la photographie *c*).

d et *e :* Sections de la partie basale (*d*) et de la partie distale (*e*) du phallus d'un embryon de 130 mg ; noter la pénétration d'un autre faiscean musculaire, lisse, (f.m.l.) dans la base du phallus et le début de la formation du sillon spermatique (s.sp.) (m.r. : muscle rétracteur) (Gr. = 87).

f et *g :* Sections sagittales à travers les phallus de deux embryons (E1 et E11 Orv. 208) de 160 mg ; ces photographies montrent la structure générale des hémi-pénis à ce stade de leur développement : grand développement du muscle rétracteur (m.r.) ; présence d'un tissu conjonctif dense (t.c.d.) qui s'étend de la lèvre craniale dans le phallus et se dispose au-dessus du sillon spermatique (s.sp.) ; invaginations épiblastiques (i.ép.). Sur la photographie *f*, on aperçoit la base d'un faisceau musculaire lisse secondaire qui pénètre dans le phallus parallèlement au grand muscle rétracteur et dont les fibres se mêlent au tissu conjonctif dense qui entoure le sillon spermatique ; (s.ap. : saillie apicale) (Gr. = 87 pour la photographie *f* et 80 pour la photographie *g*).

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Planche VI

Coupes histologiques à travers les phallus d'embryons d'Orvet.

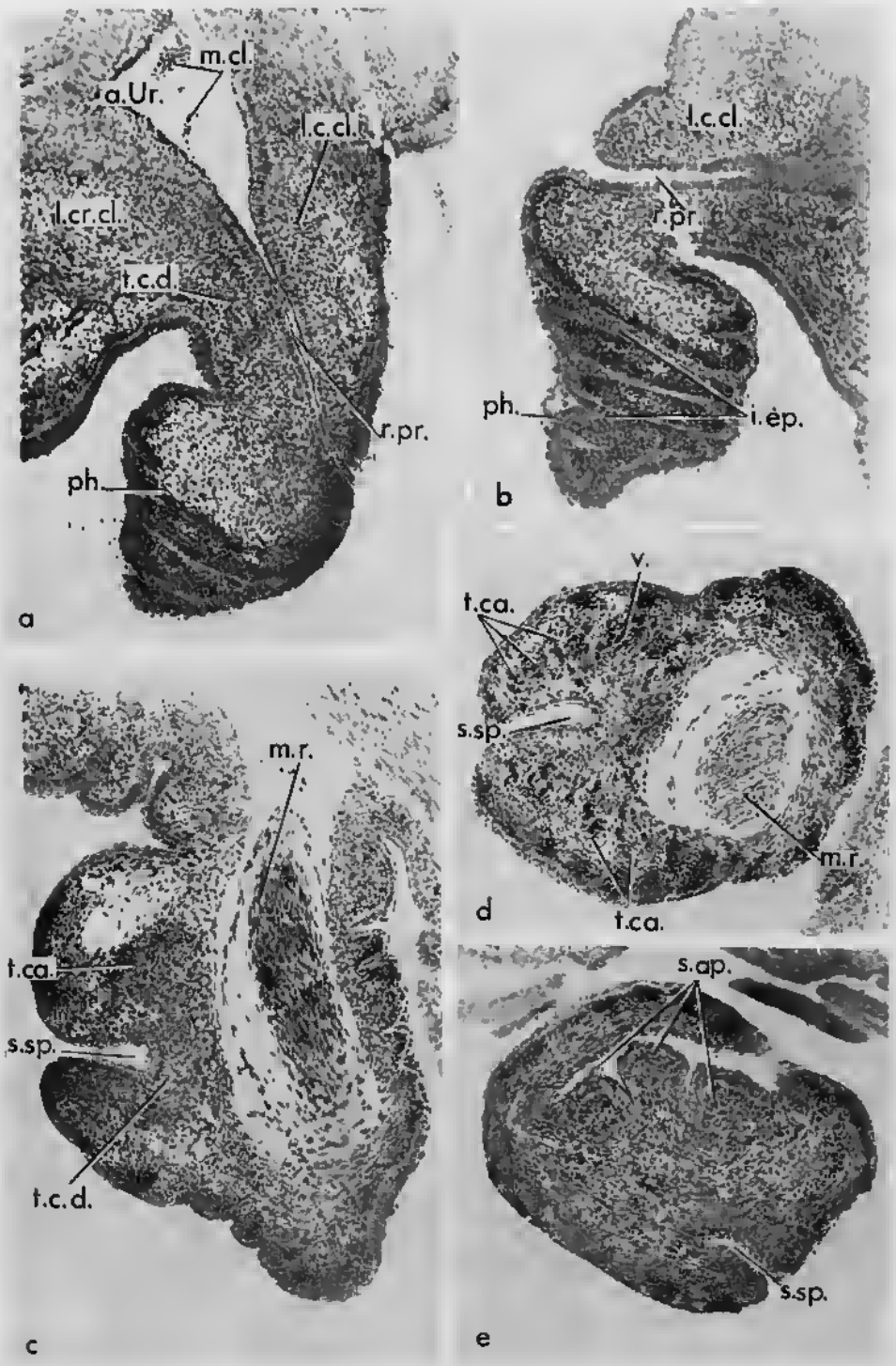
a et *b* : Embryons de 160 mg ; sur la photographie *a*, on aperçoit la rigole proctodaeale (r.pr.) formée par l'accolement des parties latérales des lèvres craniale et caudale du cloaque (l.cr.cl. et l.c.cl.) ; cette rigole prolonge l'ouverture urodaeale (o.Ur.) (la membrane cloacale [m.cl.] est en partie résorbée) et elle s'étend jusqu'à la base du phallus où elle se continue par le sillon spermatique. Dans la partie distale du phallus, l'épiblaste a formé des invaginations (i.ép.) constituant des sillons annulaires (Gr. = 104).

c : Embryon de 64 mm de longueur (250 mg) ; le grand muscle rétracteur (m.r.) est maintenant entouré d'un tissu très lâche et de lacunes ; autour du sillon spermatique (s.sp.) s'est disposé, en fer à cheval, le tissu conjonctif dense (t.c.d.) et, de part et d'autre de ce sillon, existe un tissu de structure caverneuse (t.ca.) (Gr. = 100).

d : Embryon de 250, 9 mg ; coupe transversale d'un phallus : on aperçoit au centre le grand muscle rétracteur (m.r.) et les espaces lacunaires qui l'entourent ; de part et d'autre du sillon spermatique (s.sp.) est disposé le tissu caverneux (t.ca.) avec des vaisseaux (v.) gorgés de sang (Gr. = 104).

e : Section tangentielle de l'extrémité apicale d'un phallus d'un embryon au voisinage du terme de la vie intra-utérine : trois saillies apicales (s.ap.) proéminent dans un espace creux incurvé, à la pointe du phallus (s.sp. : sillon spermatique) (Gr. = 104.)

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Planche VII

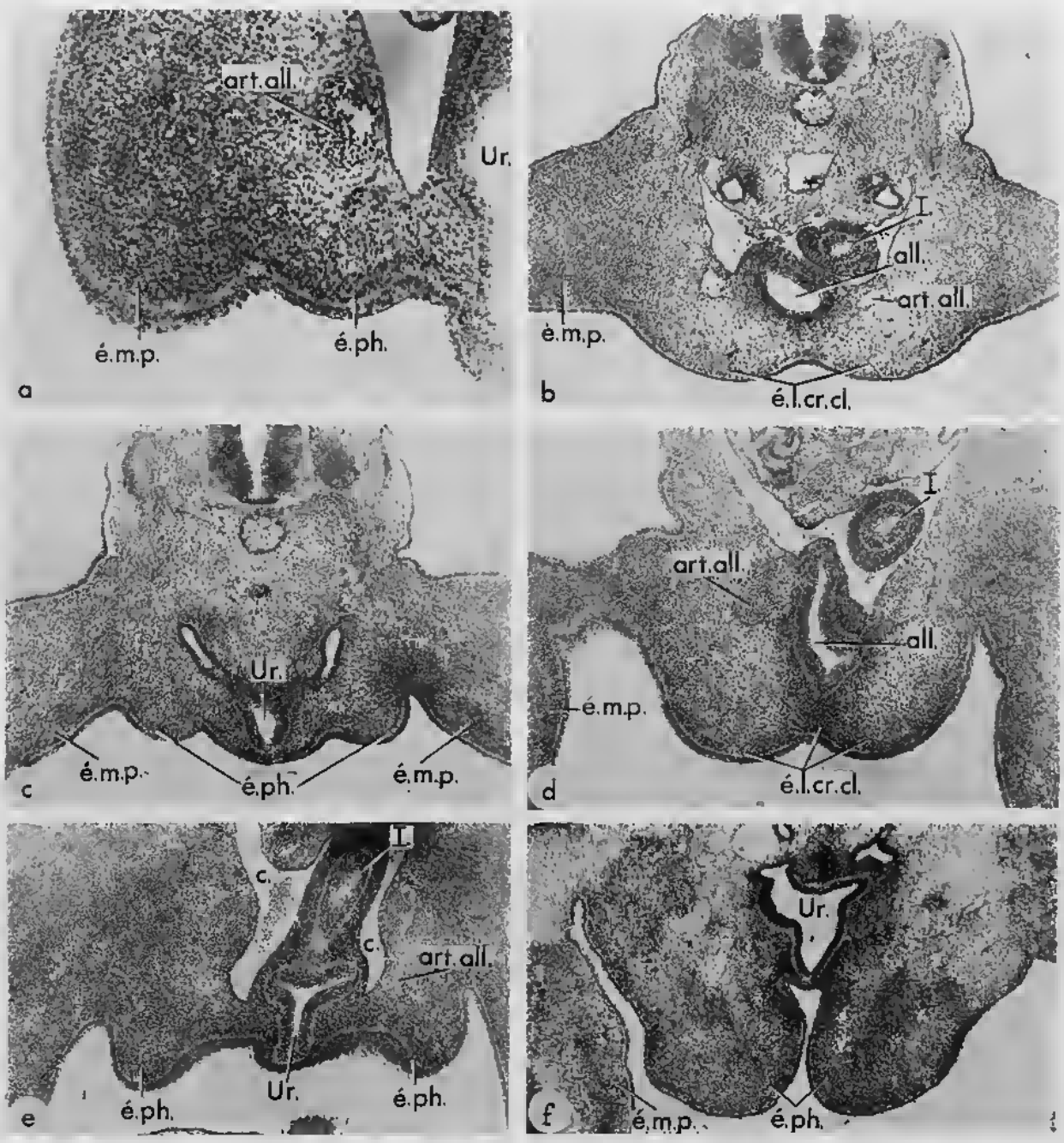
a : Section transversale de la région cloacale d'un jeune embryon de *Lacerta viridis* de 4,2 mm de longueur ; à côté de la base du membre postérieur (é.m.p.), la paroi ventrale du corps commence à se soulever en un petit monticule représentant une ébauche phallique (é.ph.) (art. all. : artère allantoïdienne ; Ur. : urodaeum) (Gr. = 105).

b et *c* : Deux sections transversales de la région cloacale d'un jeune embryon de *Lacerta viridis* dont l'ébauche du membre antérieur mesure 1,5 mm de longueur. En *b*, la coupe intéresse l'ébauche de la lèvre craniale du cloaque (é.l.cr.cl.), lèvre formée par la paroi ventrale du corps soulevée de part et d'autre du plan médian ; en *c*, la coupe intéresse les ébauches phalliques (é.ph.) (all. ; allantoïde ; art. all. : artère allantoïdienne ; I. ; intestin ; é.m.p. : ébauche du membre postérieur) (Gr. = 63).

d et *e* : Deux sections transversales de la région cloacale d'un embryon de *Lacerta viridis* dont le membre antérieur mesure 1,6 mm de longueur ; en *d*, la coupe intéresse la lèvre craniale du cloaque avec ses deux renflements (é.l.cr.cl.) ; en *e*, les ébauches phalliques (é.ph.) qui font saillie de part et d'autre de l'urodaeum (Ur.) (art.all. : artère allantoïdienne ; c. : coelome ; I. : intestin postérieur) (Gr. = 63).

f : Section transversale à hauteur de la région cloacale, d'un jeune embryon de *Lacerta viridis*, pesant 83 mg ; les deux ébauches phalliques (é.ph.) forment deux bourgeons cylindriques, légèrement renflés à leur partie distale, faisant saillie de part et d'autre de la membrane cloacale ; noter la première différenciation du muscle rétracteur dans l'axe de chaque phallus (Gr. = 63).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

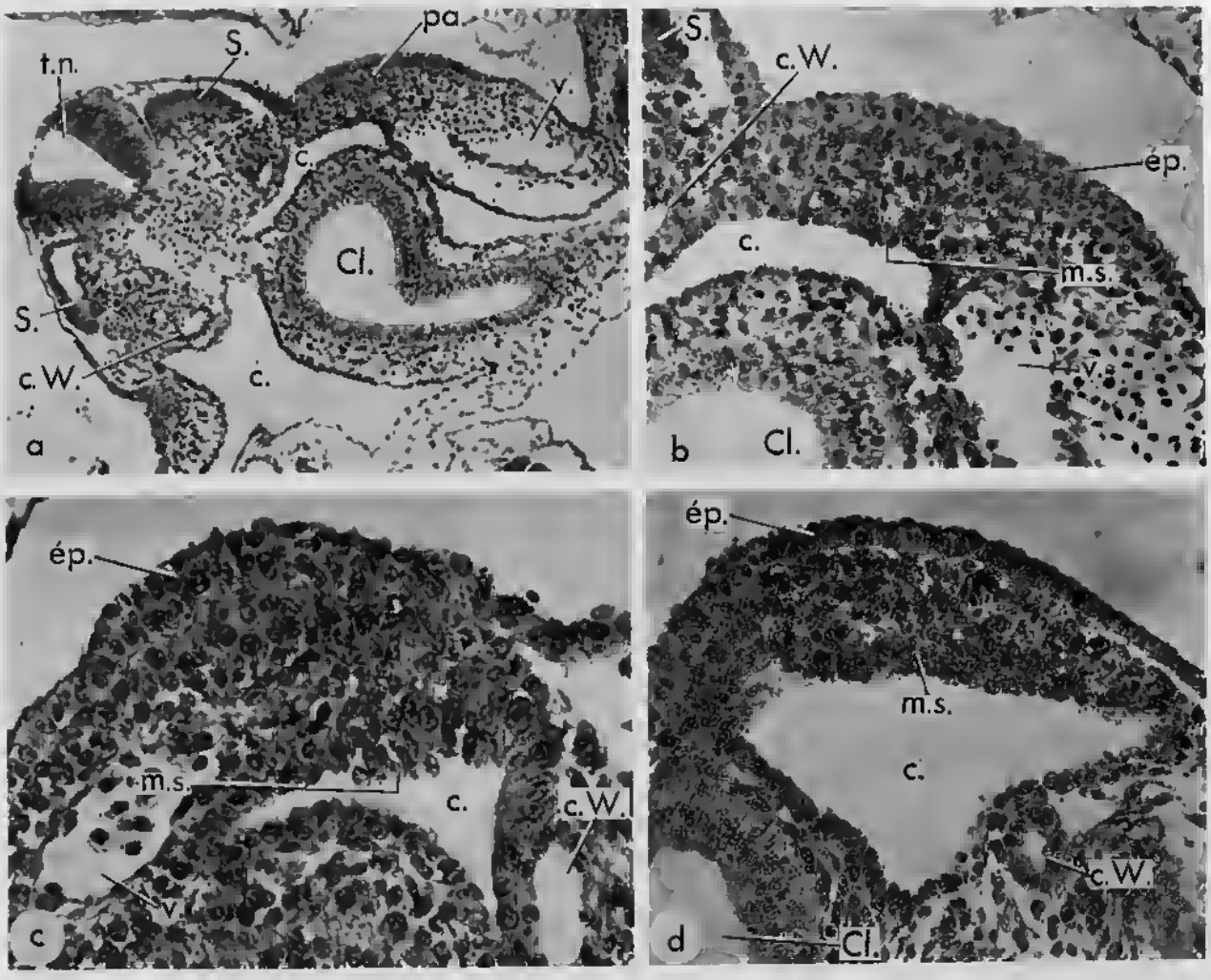
Planche VIII

a : Coupe transversale de la région tronculaire postérieure, à hauteur de la chambre cloacale (Cl.), d'un embryon de *Tropidonotus tessellata*, pesant 58 mg ; la coupe montre l'épaississement de la pariétopleure (pa.), épaississement qui forme un renflement visible extérieurement sur les parois latérales de la région cloacale (c. : coelome ; c.W. : canal de Wolff ; S. : somite ; t.n. : tube nerveux ; v. : vaisseau sanguin) (Gr. = 98).

b : Vue, à un plus fort grossissement (Gr. = 226) de l'épaississement pariétopleural de l'embryon précédent (mêmes abréviations que pour la figure précédente et m.s. : mésoderme somatopleural).

c et *d* : Coupes histologiques transversales à travers l'épaississement de la paroi latérale du corps, dans la région tronculaire postérieure de deux embryons de *Tropidonotus tessellata* pesant de 30 à 40 mg (l'embryon dont provient la coupe représentée sur la photographie *d* pesait 32 mg) ; ces photographies montrent que la prolifération du mésoderme somatopleural (m.s.) contribue à l'épaississement de la pariétopleure (mêmes abréviations que pour les figures précédentes et, en outre, ép. : épiblaste) (Gr. = 370 pour la photographie *c* et Gr. = 243 pour la photographie *d*).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

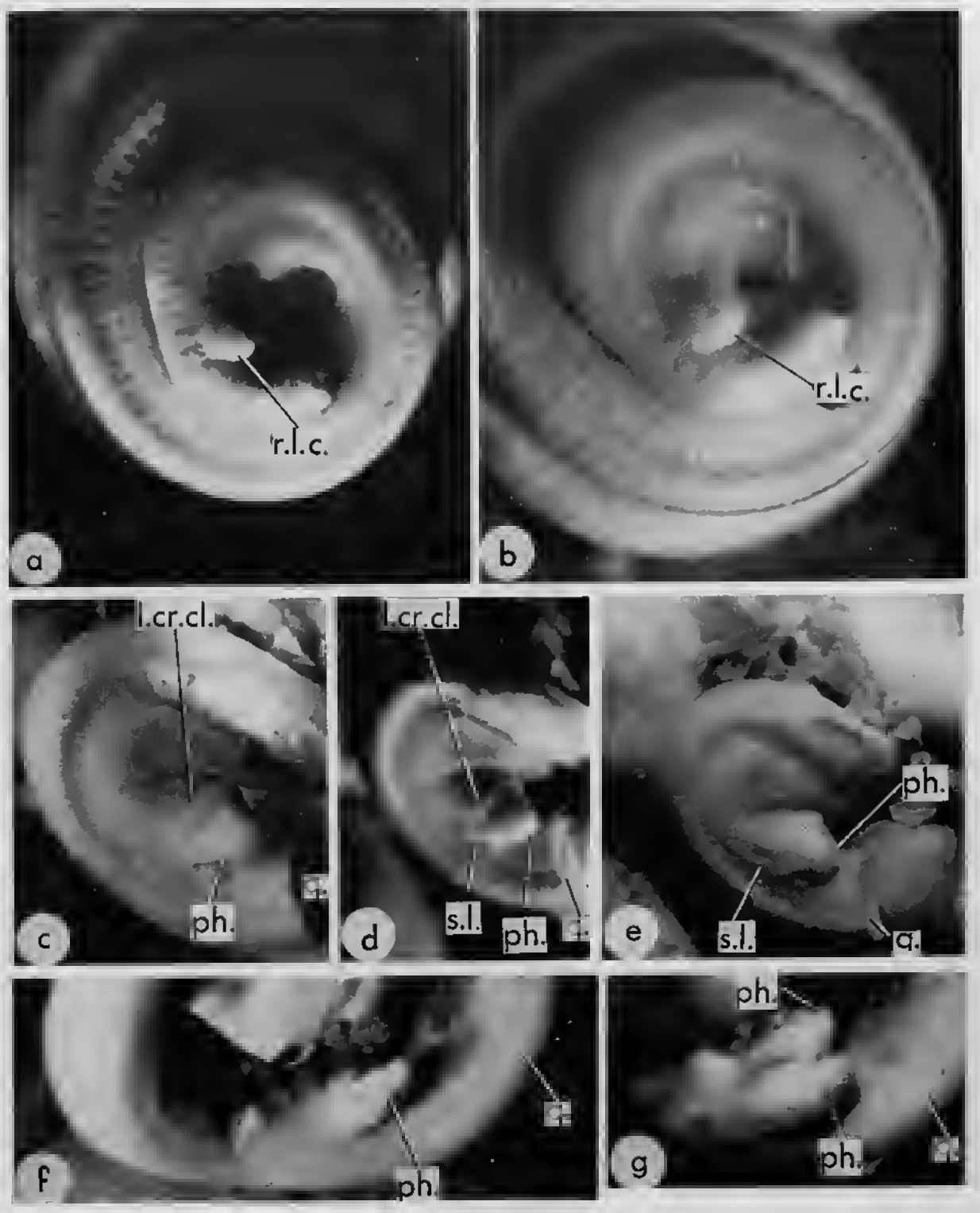
Planche IX

a et *b* : Vue latérale du renflement latéral de la règion cloacale (r.l.c.) d'un embryon de *Tropidonotus tessellata* pesant, environ, 80 mg. Noter les modifications de position et l'élargissement des somites à hauteur du renflement latéral (Gr. = 18,5 pour la photographie *a* et 22 pour la photographie *b*).

c, *d* et *e* : Vues latéro-ventrales de l'ébauche phallique droite (ph.) d'un embryon de *Tropidonotus tessellata* pesant 195 mg ; le prolongement, en direction dorsale, du bord latéral de la base du phallus forme une saillie latérale (s.l.), bien visible sur les photographies *d* et *e* ; le bourrelet transversal (l.cr.cl.), disposé le long du bord cranial de l'ébauche phallique (photographies *c* et *d*) représente la moitié droite de l'ébauche paire, de la lèvre craniale du cloaque (Gr. = 17 pour la photographie *c* et Gr. = 13 pour les photographies *d* et *e*).

f et *g* : Vues latéro-ventrales des ébauches phalliques d'embryons de *Tropidonotus tessellata* pesant respectivement 250 mg (photographie *f*) et 290 mg (photographie *g*) (Gr. = 13 pour les deux photographies).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

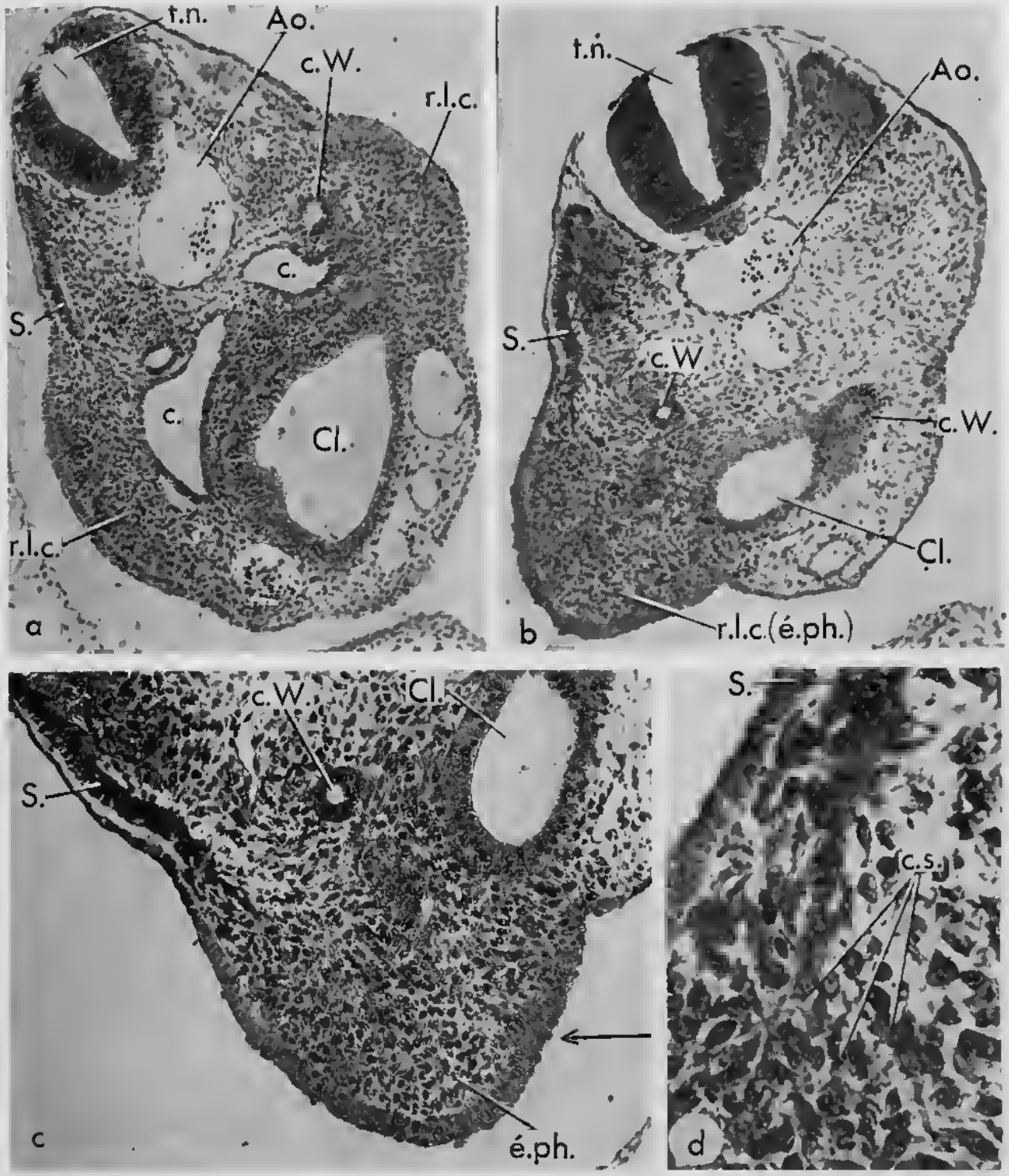
Planche X

a : Section transversale de la région troncale postérieure d'un embryon de *Tropidonotus tessellata* pesant environ 80 mg ; la coupe intéresse la partie antérieure des renflements latéraux (r.l.c.) de la région cloacale (Ao. : aorte ; c. : coelome ; Cl. : chambre cloacale ; c.W. : canal de Wolff ; S. : somite ; t.n. : tube nerveux) (Gr. = 116).

b : Section transversale de la région troncale postérieure d'un embryon de *Tropidonotus tessellata* pesant 95 mg ; la coupe intéresse la partie postérieure dn renflement latéral gauche (r.l.c.) de la région cloacale ; cette région est en train de s'allonger candalement pour former l'ébauche phallique (é.ph.) ; on voit qu'un somite (S.) se prolonge dans la partie dorsale du renflement latéral (Ao.:. aorte ; c.W. : extrémité postérieure du canal de Wolff ; Cl. : cloaque ; t.n. : tube nerveux) (Gr. = 112).

c et *d :* Vnes à un plus fort grossissement (Gr. = 178 pour la photographie *c* et Gr. = 516 pour la photographie *d*) des relations existant entre le somite et la partie postérieure du renflement cloacal (partie qui donne naissance à l'ébauche phallique [é.ph.]) chez un embryon de *Tropidonotus tessellata* de 95 mg. Ces photographies montrent que l'extrémité ventrale du somite (S.), dont les cellules se multiplient activement, essaime des cellules dans la partie dorsale du renflement latéral ; la flèche indique la position de l'épaississement épihlastique, sur le bord ventral de ce renflement (Cl. : chambre cloacale [futur urodaeum] ; c.W. : extrémité postérieure du canal de Wolff droit ; c.s. : cellules essaimées par le somite).

Source . MNHN, Paris



MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Planche XI

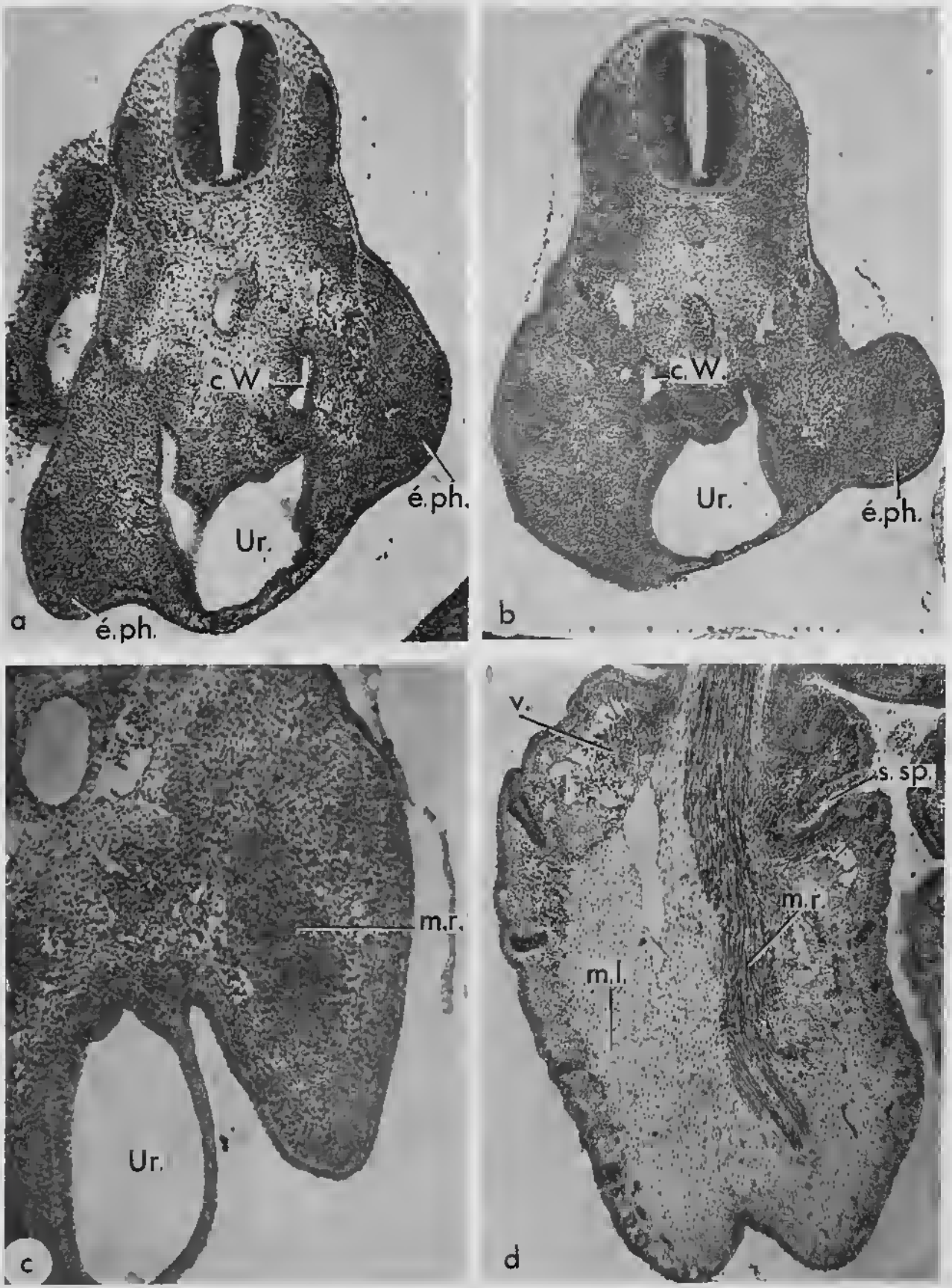
Sections histologiques de la région cloacale et des ébauches phalliques d'embryons de *Tropidonotus tessellata*.

a et *b* : Région cloacale et partie basale (*a*) et moyenne (*b*) des ébauches phalliques de deux embryons pesant respectivement 144 et 190 mg. Noter la large chambre urodaeale (Ur.) et l'écartement, en direction latérale, des ébauches phalliques (é.ph.) (c.W. : canal de Wolff) (Gr. = 91 pour la photographie *a* et 71 pour la photographie *b*).

c : Phallus gauche d'un embryon de 290 mg ; noter la différenciation du grand muscle rétracteur (m.r.) (Ur. : urodaeum) (Gr. = 116).

d : Coupe histologique, dans un plan longitudinal, du phallus droit d'un embryon mâle de 102 mm de longueur, (de l'extrémité du museau au cloaque) ; noter le grand muscle rétracteur (m.r.) qui, comme chez les Orvets et les Lézards, traverse tout le phallus et est entouré d'un tissu mésenchymateux très lâche (m.l.) ; des différenciations papillaires dermiques apparaissent (s.sp. : sillon spermatique ; v. : vaisseaux) (Gr. = 66).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Planche XII

Coupes transversales de la région cloacale d'emhryons de Tortue mauresque.

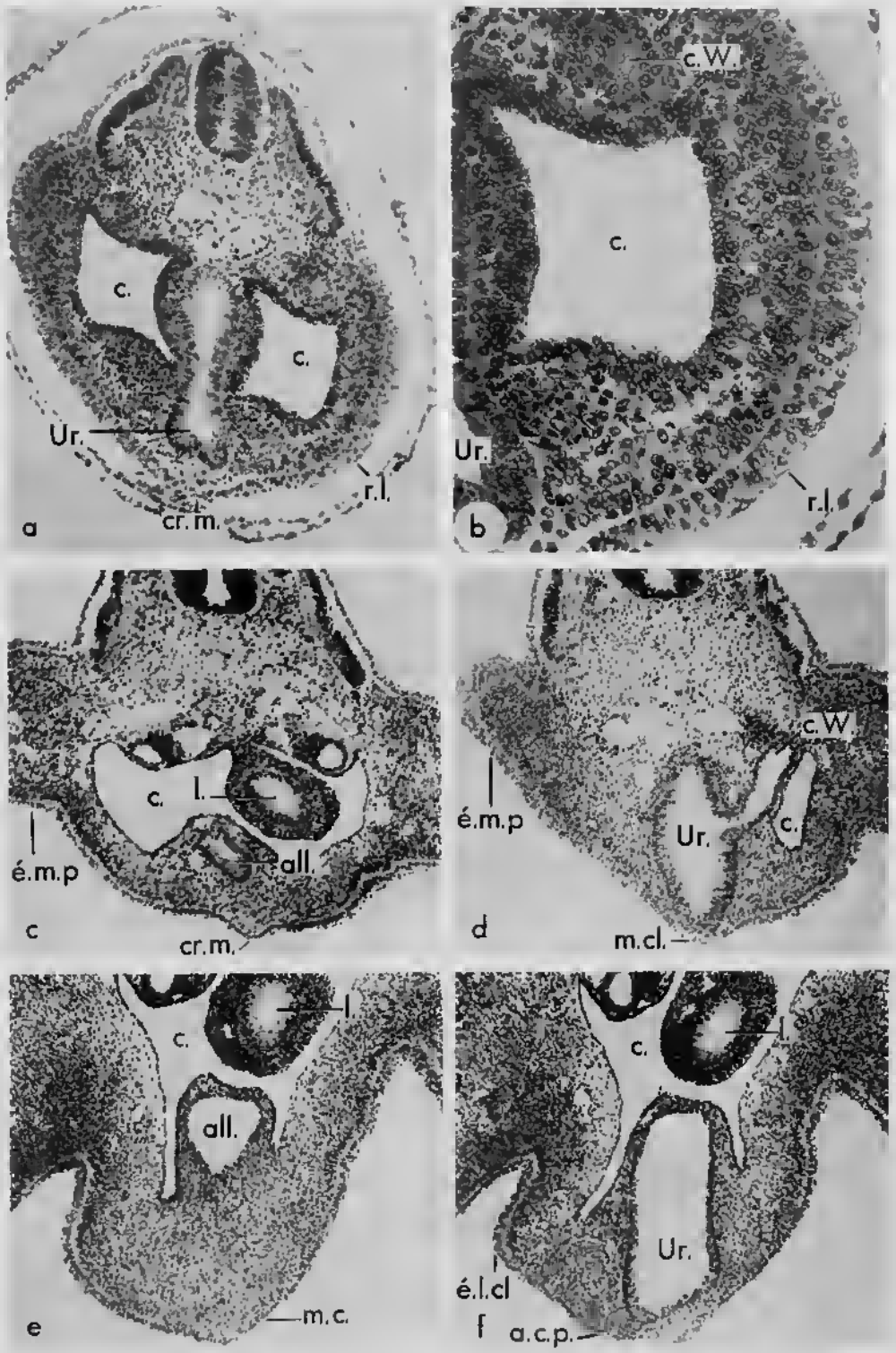
a : Embryon de 18 jours possédant 30 paires de somites. La coupe passe par l'urodaeum (Ur.), un peu en avant de la membrane cloacale ; on voit que la paroi du corps s'est épaissie en deux renflements latéraux (r.l.) constitués par plusieurs assises de cellules basophiles et situés de part et d'autre d'une petite crête médiane (cr.m.) de mésenchyme lâche (Gr. = 95).

b : Agrandissement du renflement latéral gauche de la figure *a* montrant que les cellules basophiles. situées sous l'épihlaste, proviennent d'une prolifération de l'épithélium coelomique (c. : coelome) ; noter que médianement, près de l'urodaeum (Ur.), les cellules sont un peu moins serrées et moins basophiles (c.W. : canal de Wolff) (Gr. = 223).

c et *d* : Embryon de 19 jours, possédant 37 paires de somites. Sur la figure *c*, la coupe passe par l'allantoïde (all.) un peu avant sa jonction avec l'intestin (I.) : sous l'épihlaste des bords latéraux du champ cloacal est accumulé le même matériel basophile que sous l'épiblaste des ébauches des membres postérieurs (é.m.p.) ; du côté médian, les cellules situées sous l'épihlaste sont moins serrées et moins basophiles. Sur la figure *d*, la coupe passe par l'urodaeum (Ur.), au niveau de la membrane cloacale (m.cl.) et par l'extrémité postérieure de l'ébauche du membre postérieur gauche ; noter qu'entre cette ébauche et l'urodaeum, l'épiblaste est déprimé et le tissu sous-jacent est lâche (c. : coelome ; c.W. : canal de Wolff) (Gr. = 67).

e et *f* : Embryon de 21 jours, possédant 40 paires de somites. En avant de la membrane cloacale, le champ cloacal s'est soulevé en nn monticule, le monticule cloacal (m.c.) qui est constitué par un tissu mésenchymateux lâche, sauf sur ses bords latéraux où s'est accumulé du matériel basophile dense (fig. *e*). En arrière de ce monticule, de part et d'autre de la partie crauiale de l'urodaem (Ur.), les cellules sont plus denses et forment deux amas (a.c.p. : amas cellulaires pairs) qu'on parvient à distingner, à ce niveau, de l'ébauche de la lèvre du cloaque (é.l.cl.) se formant à partir des bords latéraux du champ cloacal (fig. *f*) (Gr. = 67).

Source . MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

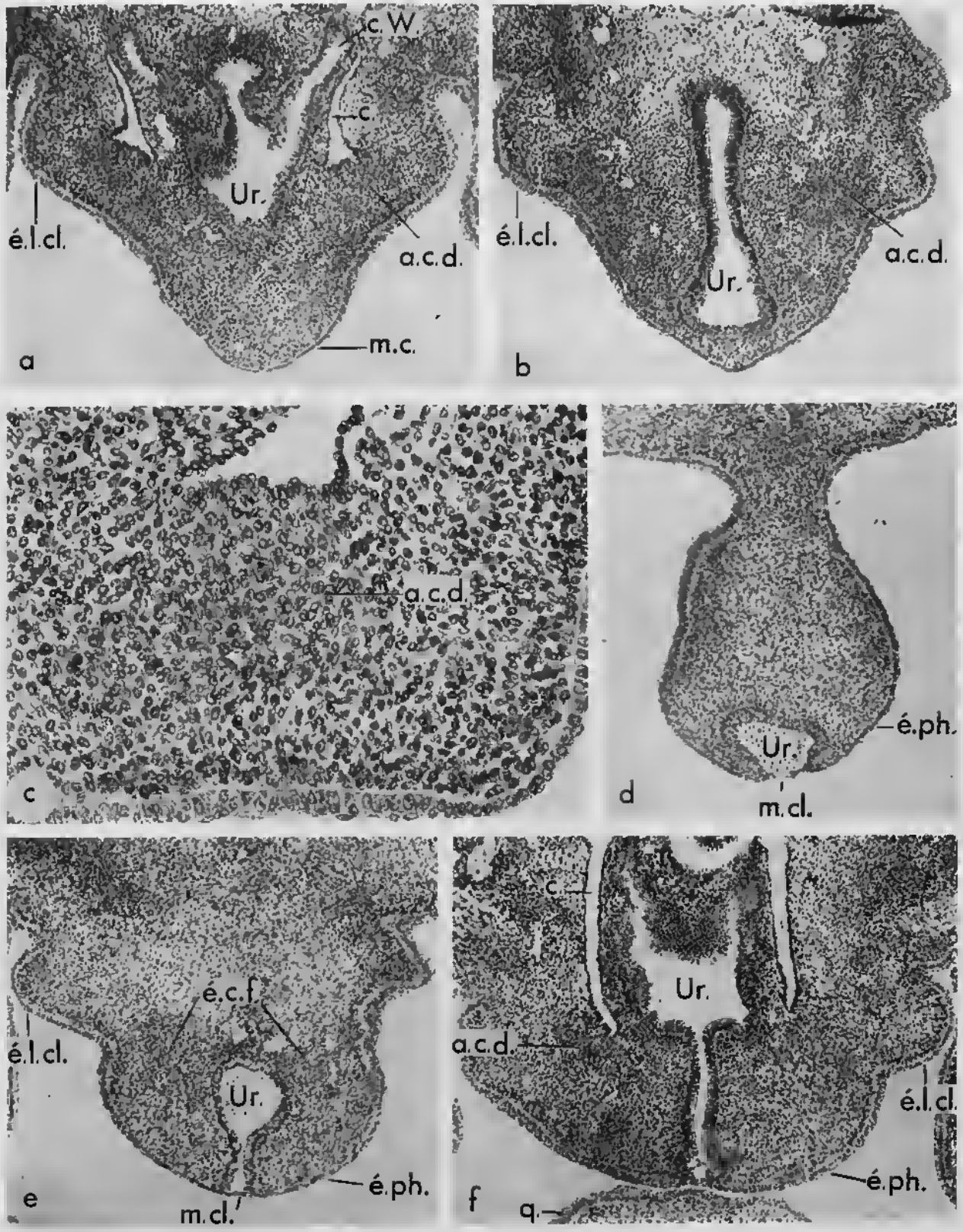
Planche XIII

Coupes transversales de la région cloacale d'embryons de Tortue mauresque.

a, *b* et *c* : Embryon de 22 jours, pesant 45 mg et possédant 45 paires de somites. Sur la figure *a*, la coupe passe par le monticule cloacal (m.c.) devenu nettement distinct des ébauches de la lèvre du cloaque (é.l.cl.) ; noter qu'à ce niveau, l'épithélium coelomique prolifère des cellules qui s'accumulent en deux amas denses (a.c.d.) de part et d'autre de l'urodaeum (Ur.). Cette prolifération de l'épithélium coelomique apparaît nettement sur la figure *c* ; et sur la figure *b*, située un peu avant la membrane cloacale, on voit que les amas cellulaires denses (a.c.d.) viennent s'accoler à l'épiblaste qui, à cet endroit, est déprimé (côté gauche de la photographie) (Gr. = 81, fig. *a* et *b* et 289, fig. *c*).

d, *e* et *f* : Embryon de 25 jours, pesant 80 mg, dont la carapace s'ébauche. Coupes de l'ébauche phallique (é.ph.) passant au niveau de la partie antérieure (fig. *d*), de la partie moyenne (fig. *e*) et de la partie postérieure (fig. *f*) de la membrane cloacale (m.cl.). En *d*, l'urodaeum (Ur.) est large, peu profond, et la membrane cloacale se résorbe ; en *e*, la membrane cloacale est mince, l'urodaeum est plus profond et les amas cellulaires denses se sont répartis en deux amas sur son bord dorsal ; ces amas représentent les ébauches des corps fibreux (é.c.f.) ; en *f*, l'épithélium de la partie caudale du coelome (c.) continue à proliférer des cellules qui se groupent en amas denses (a.c.d.) (q. : queue) (Gr. = 81).

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.
Source : MNHN, Paris

Planche XIV

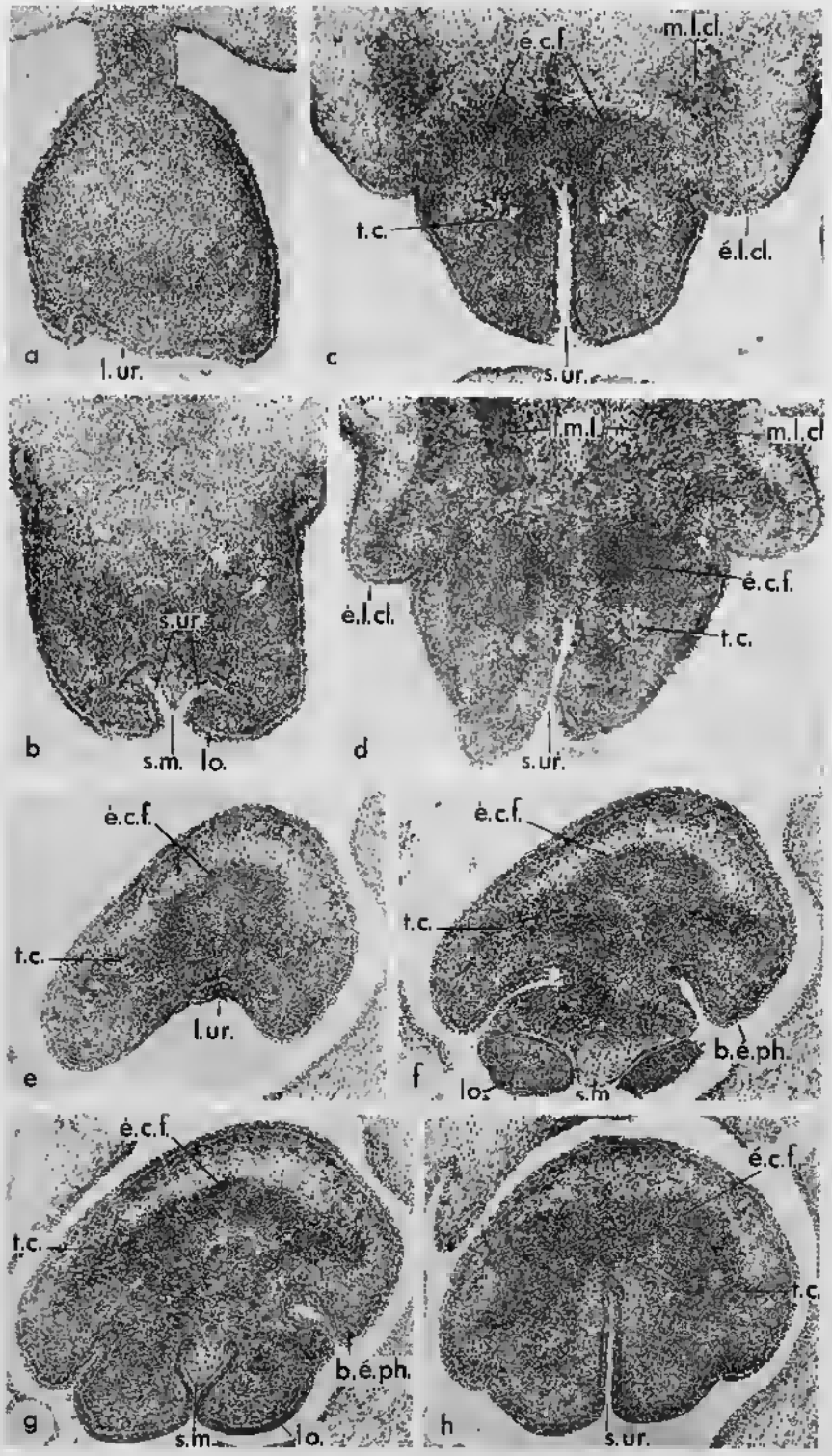
Coupes transversales de l'ébauche phallique d'embryons de Tortue mauresque.

a, *b* et *c* : Embryon de 32 jours, pesant 142 mg, dont le bouclier de l'ébauche de la carapace mesure 7 mm de longueur. La membrane cloacale est résorbée et l'urodaeum forme maintenant un sillon (s.ur. : sillon urodaeal) sur la face ventrale de l'ébauche phallique. En *a*, le sillon est très large et l'épithélium urodaeal qui le tapisse forme une large lame (l.ur. : lame urodaeale) ; en *b*, la coupe, un peu plus caudale, passe à l'endroit où le sillon urodaeal se bifurque par suite de la formation d'une petite saillie mésenchymateuse (s.m.) médiane ; deux lobes (lo.) s'ébauchent sur les bords de ce sillon ; en *c*, coupe passant par la partie moyenne du sillon urodaeal, on voit se différencier le muscle de la lèvre du cloaque (m.l.cl.) ainsi que les corps fibreux (é.c.f.) et le tissu caverneux (t.c.) du pénis.

d : Embryon de 34 jours, pesant 270 mg, dont le bouclier de l'ébauche de la carapace mesure 8 mm de longueur ; on observe la même structure que sur la figure *c* et, en plus, deux faisceaux musculaires lisses (f.m.l.) qui s'insèrent sur les ébauches des corps fibreux (é.c.f.).

e, *f*, *g* et *h* : Embryon de 54 jours, pesant 3,075 g, dont le bouclier de la carapace mesure 22 mm de longueur. Coupes intéressant différentes parties du pénis : *e*, sa pointe, au niveau de la lame urodaeale (l.ur.) ; *f* et *g*, sa partie moyenne au niveau des lobes (lo.) et de la bifurcation du sillon urodaeal : un bourrelet de l'ébauche phallique (b.é.ph.) s'est développé autour de cette région ; *h*, sa partie caudale. Noter la disposition de l'ébauche du corps fibreux (é.c.f.) et du tissu caverneux (t.c.) dans ces différentes parties (Gr. = 55).

Source . MNHN, Paris



BIBL DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Imprimerie Nationale. — 0 564 013 6

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

BIBL. DU
MUSEUM
D'HIST.
NATUR.

Source : MNHN, Paris